Zur Verzweigung der Laubmoose.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
(II. SEKTION)

DER

KÖNIGLICH BAYERISCHEN

LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT

ZU

MÜNCHEN

VORGELEGT VON

KARL VON SCHOENAU

AUS

BAD REICHENHALL.

Mit 29 Abbildungen im Text.

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Dezember 1910.

Dresden, Druck von C. Heinrich.

Zur Verzweigung der Laubmoose.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
(II. SEKTION)

DER

KÖNIGLICH BAYERISCHEN

LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT

ZU

MÜNCHEN

VORGELEGT VON

KARL VON SCHOENAU

AUS

BAD REICHENHALL.

Mit 29 Abbildungen im Text.

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Dezember 1910.

Dresden, Druck von C. Heinrich.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545805_0163

Inhalts-Übersicht.

1. Experimenteller Teil.

Die ruhenden Astanlagen: Ihr Austreiben zur Regeneration des Sproßgipfels. Bevorzugung der apikalen Anlagen. Sproßgabelungen. Wachstumsrichtung der Ersatzsprosse. Regeneration bei *Hylocomium splendens*. — Austreiben bei intaktem Sproßgipfel.

Einfluß der Feuchtigkeit auf die Entwicklung der Seitensprosse. Verhalten von Moosen, speziell von *Polytrichum*arten bei Wasserkultur.

Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung der Astanlagen.

Feuchtigkeit und die Weiterentwicklung von Sprossen „begrenzten Wachstums". Die Blätter an plagiotropen *Mnium*sprossen.

Die Belichtungsverhältnisse: Abhängigkeit der normalen Verzweigung vom Licht. Die Dorsiventralität und das Licht. Verhalten der Moose bei Dunkelkultur. Einfluß des Lichtes auf die Stellung der Zweiginitialen. Lichtintensität und Wachstumsrichtung. — Abhängigkeit der Wachstumsrichtung von äußern Bedingungen.

Verhalten der Zweige begrenzten Wachstums: *Hylocomium splendens, Ptilium, Climacium, Sphagnum.*

Rhizoiden und Rhizoidsprosse bei *Fontinalis.*

2. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.

Die Stellung der Astanlagen zu den Blättern: *Fontinalis, Mnium, Sphagnum.*

Die Astbasis bei *Fontinalis* und *Mnium.*

Die anatomischen Beziehungen von Haupt- und Seitensproß.

Zur Verzweigung der Laubmoose.

Von Karl von Schoenau, Bad Reichenhall.

(Mit 29 Textfiguren.)

Die vorliegende Arbeit liefert einen Beitrag zur Kenntnis der Wachstums-, insbesondere aber der Verzweigungsverhältnisse des Laubmoosstämmchens; sie bringt nicht eine Schilderung der in dieser Gruppe vorkommenden Verzweigungsformen, sondern befaßt sich vor allem mit den Bedingungen, unter denen eine Astbildung bei den Moosen, sei deren Achse nun verzweigt oder unverzweigt, zustande kommt. Dabei war näher auf die Bedeutung jener am Sproß befindlichen Vegetationspunkte einzugehen, die für gewöhnlich nicht zur Entwicklung gelangen und die man als ruhende, latente Astanlagen bezeichnet hat. Im zweiten Teil folgen Untersuchungen über die Art und Weise, wie die Astbildung bei den Moosen erfolgt und in welcher Beziehung sie zu den Blättern steht, also vor allem Untersuchungen entwicklungsgeschichtlicher Art.

Zur Untersuchung wurden folgende Arten verwendet: *Mnium undulatum* (L.) Weis, *Polytrichum commune* L., *P. strictum* Banks, *P. formosum* Hedw., *P. alpinum* L., *Dendroligotrichum dendroides* (Hedw.) Broth., *Fontinalis antipyretica* L., *Hylocomium splendens* (Dill.) Br. eur., *Ptilium crista castrensis* (L.) De Not, *Climacium dendroides* (Dill.) W. et M., *Plagiothecium undulatum* (L.) Br. eur., *Sphagnum* und *Dicranum scoparium* (L.) Hedw.

Was die Kultur der Moose anbelangt, so erzielte ich stets gute Resultate, wenn ich sie in einem Raum von großer Luftfeuchtigkeit kultivierte. Als Substrat benutzte ich gesiebten Torf. Zur Wasserkultur nahm ich anfangs Nährlösung nach v. d. Crone, späterhin gewöhnliches Leitungswasser.

Ehe ich zur Darlegung meiner Beobachtungen übergehe, möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geh. Hofrat Professor von Goebel, für seine Anregungen und Ratschläge, wie für seine Unterstützung mit Material und Literatur, mit der er mir allezeit zur Seite stand, meinen innigsten Dank aussprechen.

Bei der Darstellung der experimentellen morphologischen Untersuchungen wollen wir ausgehen von dem bei uns so häufig vorkommenden **Mnium undulatum**. Dieses schöne stattliche Moos ist durch eine eigenartige Wachstumsweise ausgezeichnet. Aus dem im Substrat geborgenen rhizomartigen Teil des Pflänzchens erheben sich im Herbst die neuen Triebe, die radiär gebaut mit allseitig abstehenden, in $^3/_8$ Divergenz angeordneten Blättern orthotrop emporwachsen. Der junge Sproß beschließt sein Spitzenwachstum entweder mit der Bildung von Sexualorganen oder er bleibt steril; im letzten Falle bleibt er unverzweigt, ändert jedoch seine anfänglich ausgesprochen negativ geotrope Wachstumsweise in die plagiotrope um, indem seine Spitze aus der Vertikalen seitlich in die Horizontale umbiegt und in dieser Richtung ihr Wachstum fortsetzt. Damit geht auch die radiäre Ausbildung verloren und an ihre Stelle tritt die für plagiotrope Organe charakteristische Dorsiventralität.

Obwohl wir in der sterilen Mniumpflanze eine unverzweigt bleibende Sproßachse vor uns haben, so besitzt sie doch zahlreiche Anlagen zu Seitensprossen; wir können oberhalb jedes Blattes eine solche finden. Solch seitliche Sproßanlagen sind bei den Laubmoosen weit verbreitet. C o r r e n s , der bisher allein sich näher mit ihnen beschäftigte, konnte sie bei fast allen der zahlreichen Arten, die er untersuchte, nachweisen; er stellt in bezug auf ihre Gestaltung vier Typen fest*). Die Astinitialen von Mnium gehören dem primitivsten Typus, dem B r y u m t y p u s an: eine Partie embryonalen Gewebes, die im wesentlichen aus einer dreischneidigen Scheitelzelle und einigen von dieser abgegliederten und etwas emporgewölbten Segmenten besteht. Bei *Pilium crista castrensis, Hylocomium, Plagiothecium* und *Fontinalis* treffen wir Astanlagen vom H y p n u m t y p u s an; hier erwecken sie den Eindruck von Knospen, indem die sehr wenig über die Stämmchenoberfläche hervorragende, oft aber auch schon als kurze Achse entwickelte Anlage dicht von Blättern bedeckt ist. Eine ganz eigentümliche Gestaltung weisen die Astanlagen von P o l y t r i c h u m auf, wo wir sie unter den Blattscheiden geborgen als kurze keulenartige Ästchen finden. Der vierte Typus, den Correns als D i s t i c h i u m t y p u s bezeichnet und der nur durch starke Hervorwölbung vom Bryumtypus abweicht, ist bei den zur Untersuchung herangezogenen Arten nicht vertreten.

Derartige Anlagen von Seitensprossen sind wie Mnium zeigt, sowohl bei Pflanzen, die überhaupt unter normalen Verhältnissen

*) V, S. 387. (Die römischen Zahlen der Anmerkungen beziehen sich auf die Nummern der am Schluß angeführten Literatur.)

keine Seitenachsen abgliedern, zu finden; außerdem sind aber auch bei den Sprossen, die eine Verzweigung aufweisen, außer den ausgetriebenen Ästen noch Astinitialen am Stämmchen vorhanden. Sie stellen ruhende, latente Anlagen dar, die nur im Bedarfsfalle zur Entwicklung gelangen und daher mit den schlummernden Knospen der höheren Pflanzen in Parallele zu setzen sind. Es sind Organreserven, die vor allem in den Dienst der Regeneration gestellt sind und deren Entwicklungshemmung auf einer Korrelation mit der im Wachstum begriffenen Spitze der Hauptachse beruht*).

Entfernen wir den Gipfel junger orthotroper Mniumsprosse, so tritt eine Entwicklung der seitlichen Astanlagen ein; doch war das nicht bei sämtlichen am Stämmchen vorhandenen Initialen der Fall, sondern nur die (meist 2—3) dem terminalen Ende genäherten trieben aus und auch von ihnen wiederum wurde meist nur eine zum Sproß. Die übrigen gelangten nicht über ein schwaches Knospenstadium hinaus. Der neue Sproß zeigte dasselbe, ausgesprochen negativ geotrope Wachstum wie seine Stammachse, in deren Richtung er sich einstellte. Nicht selten aber wuchsen auch zwei oder drei apikale Anlagen zu Sprossen heran. Ganz ähnlich verhielten sich die dekapitierten Pflänzchen bei *Ptilium crista castrensis, Climacium dendroides, Fontinalis, Plagiothecium undulatum* und *Dicranum scoparium*; auch hier erfolgte, wie Lorch**) auch für Polytrichum feststellte, die Entwicklung apikaler Anlagen zu Sprossen, die sich in die Wachstumrichtung ihres Muttersprosses stellten.

Die Bedeutung der ruhenden Astanlagen liegt also in diesem Fall in dem Ersatz, der Reproduktion der durch mechanische Eingriffe verloren gegangenen, im Wachstum begriffenen Scheitelregion der Hauptachse. Ihr Ersatz durch einen oder mehrere apikale, aus ruhenden Anlagen hervorgehende Innovationssprosse ist ein bei den Laubmoosen ganz allgemein verbreiteter Regenerationsvorgang, der auch im Freien oft zu beobachten ist. Hierbei ist fast ausnahmslos eine Förderung der apikalen Anlagen zu konstatieren, wie auch Correns beobachtet hat***). So oft es sich um eine Regeneration des Gipfels handelt, kommen dem oberen Ende genäherte Anlagen zur Entwicklung, wobei gänzlich belanglos ist, ob das Stämmchen seine natürliche Stellung einnimmt oder nicht. Teleologisch läßt sich die Bevorzugung damit erklären, daß apikale Astanlagen zum Ersatz des Gipfels die geeignetste Stellung haben.

*) VIII, S. 179 und IX, S. 141 ff.
**) XIV, S. 455.
***) V, S. 431.

Die Förderung der apikalen Anlagen blieb auch dann bestehen, als ich dekapitierte junge Mniumsprosse in umgekehrter Stellung, mit dem oberen Ende in Torf gesteckt, kultivierte. Auch jetzt trieb die zu oberst stehende Initiale aus, der entstehende Sproß war aber kein Laubsproß, sondern hatte das Aussehen eines Rhizomsprosses; er stellte sich auch nicht in die Verlängerung seines Muttersprosses, sondern wuchs unter schiefem Winkel von diesem weg nach unten, bog dann alsbald in die Horizontale um und wuchs zur Substratoberfläche aufsteigend weiter, wo er sich dann zum mehr oder minder

Fig. 1.

aufrechten Laubsproß umwandelte. Die abweichende Gestaltung des Regenerationssprosses ist hier lediglich durch die äußeren Umstände bedingt, der Sproß ist gezwungen, unter der Substratoberfläche zu wachsen und nimmt daher den Charakter eines Rhizomsprosses an. Zwischen solchen und Laubsprossen ist ja bei den Laubmoosen kein prinzipieller Unterschied*) und dementsprechend geht der Sproß bei gegebenen Bedingungen auch ohne weiteres zur Bildung von Laubblättern über.

Die Regeneration des verlorenen Sproßgipfels kann so vollständig sein, daß die Verletzungsstelle nach einiger Zeit kaum oder

*) VIII, S. 355.

gar nicht mehr wahrnehmbar ist und eine ganz einheitliche Achse vorzuliegen scheint. Dieser Vorgang erinnert an das Zustandekommen der Sympodien bei den höheren Pflanzen. Voraussetzung einer so vollständigen Regeneration ist, daß die austreibende Sproßanlage am jungen, noch nicht in starres Gewebe übergegangenen Teil des Stämmchens sich befindet. Der Verlauf ist folgender: Der Stumpf des alten Sprosses, d. h. die Partie, die sich oberhalb des austreibenden Ersatztriebes befindet, wird von diesem kräftig heranwachsenden Sproß einfach beiseite geschoben, da er ja bestrebt ist, sich in die unmittelbare Verlängerung seiner Stammachse zu stellen. Das so zur Seite gedrängte Gewebestück trocknet ab wie der Schorf von der Wunde, es wird bräunlich und fällt schließlich ab. Die Verletzungsstelle, vordem terminal am Sproß, ist so seitlich an der einheitlich erscheinenden Achse zu suchen. Dieser Vorgang, den ich in vielen Fällen beobachten konnte, war besonders schön bei jungen Exemplaren von *Ptilium crista castrensis* zu verfolgen, von dem ich auch drei Stadien des Gipfelersatzes zur Abbildung bringe (Fig. 1, γ die Verletzungsstelle). Ganz derselbe Vorgang findet normal bei *Polytrichadelphus*arten statt, wie wir aus der Schilderung L o r c h s entnehmen können*). Hier schließt der Sproß mit Sporogonbildung sein Wachstum ab und nun tritt ein neuer Sproß direkt unter der Spitze des alten hervor, stellt sich in dessen Verlängerung ein und die ganze Pflanze gibt das Bild einer vollständig einheitlichen Achse.

Nun kommt es aber, wie schon oben bemerkt, gar nicht selten vor, daß statt eines Ersatztriebes deren zwei, in manchen Fällen auch drei auftreten. Wenn dann, wie eben geschildert, der verletzte Sproßstumpf vollständig verdrängt und abgestoßen wird, so entstehen Sprosse, die sich in zwei, bezüglich drei Sprosse zu gabeln scheinen. Bei *Mnium undulatum* fand ich öfters derartige gegabelte Sprosse, wo aber zwischen den beiden Gabelästen noch der Stumpf des Stämmchens zu sehen war, wie es Fig. 2a darstellt. Von da ab ließen sich ohne Mühe alle Zwischenstufen auffinden bis zu dem Stadium, wo von der ursprünglichen Sproßspitze keine Spur mehr zu sehen war. (Fig. 2b und c, bei 2c drei Ersatzsprosse, γ. die Verletzungsstelle.) Auf diese Weise erklären sich zum Teil die bei Moosstämmchen vorkommenden G a b e l u n g e n; auch sie sind nur am Sproßgipfel möglich, wo die Astanlagen infolge der Kürze der Internodien stark genähert sind. Die beiden Gabeläste sind demnach einander gleichwertig, sie sind die Seitensprosse einer Achse, dessen verloren gegangenen, resp. abgestorbenen Vegetationspunkt

*) XIV, S. 452 und 453.

sie ersetzt haben. Es soll damit aber nicht bestritten werden, daß das Bild einer Gabelung auch durch einen Seitensproß, der aber gleich stark wie sein Muttersproß entwickelt ist, vorgetäuscht werden kann. Von den anatomischen Verhältnissen, die bei einer solchen „Gabelung" auftreten, wird im zweiten Teil kurz die Rede sein (S. 53).

a

Eine derartige, eine einheitliche Achse ergebende Regeneration des Sproßgipfels ist nicht möglich, wenn nicht eine der obersten, sondern eine weiter unterhalb befindliche Anlage zum Sproß wird, wobei aber stets die oberen Initialen ebenfalls eine Entwicklung zeigen, wenn sie auch nicht zum Sproß werden. In diesem Fall ist der Stumpf zu groß und stark, um sich beiseite schieben zu lassen und der neue Sproß wächst parallel zu ihm empor.

b *c*

Fig. 2.

Was die Wachstumsrichtung der Reproduktionstriebe anbelangt, so richtet sie sich im allgemeinen nach dem geotropischen Empfinden ihres Muttersprosses. Die Triebe, welche an einer orthotropen Achse sich entwickeln, sind ebenfalls

orthotrop und weisen diese ihre Wachstumsrichtung auch auf, wenn wir ihren Muttersproß in horizontale Lage gebracht haben. An liegenden jungen Mniumsprossen, ebenso bei *Dicranum*, wächst daher der nach Entfernung des Gipfels austreibende Sproß nicht in der Verlängerung seiner Mutterachse fort, sondern senkrecht zu dieser in die Höhe. Ebenso verhält sich das ebenfalls negativ geotrope *Ptilium crista castrensis*. Bei solchen Sprossen aber, wo an der Spitze noch im Wachstum begriffenes Gewebe vorhanden ist, erfolgt eine geotropische Aufkrümmung und so kann trotz der abweichenden Wachstumsrichtung der Reproduktionssproß die unmittelbare Fortsetzung seiner Mutterachse bilden, wie bei liegenden jungen Exemplaren von *Ptilium* zu beobachten war. Handelt es sich um den Ersatz eines plagiotropen Gipfels, so hat auch der sich entwickelnde Sproß plagiotrope Richtung. Bei *Mnium undulatum*, wo an eben in die Horizontale umgebogenen Sprossen die Scheitelregion entfernt wurde, stellte sich der apikale Ersatzsproß in horizontale Richtung ein. Ebenso war es bei *Plagiothecium undulatum*.

Ein Austreiben von latenten Sproßanlagen zum Ersatz der verlorenen Spitze der Hauptachse werden wir natürlich nur bei Pflanzen erwarten dürfen, deren Scheitel sich in Wachstumstätigkeit befindet. Es bleibt daher ohne jeden Einfluß auf die seitlichen Anlagen, wenn wir an einem plagiotropen Mniumtrieb, der sein Wachstum ein gestellt hat, die Spitze entfernen; diese übt ja an und für sich schon keine korrelative Hemmung mehr aus. Das Wachstum ist überhaupt dermaßen geschwächt, daß die Entwicklung seitlicher Initialen unterbleibt. Dasselbe trifft für **Hylocomium splendens** zu. Dieses Moos ist wegen seines charakteristischen Etagenwuchses bekannt. Der junge Trieb zeigt insofern große Ähnlichkeit mit dem von *Mnium undulatum*, als er anfangs in die Höhe steigend, alsbald in die plagiotrope Wachstumsweise übergeht. Dieser entsprechend treten dann auch seine Seitenzweige in zweizeiliger Anordnung auf und an diesem wiederum Ästchen zweiter Ordnung, wodurch das ganze, in einer Ebene senkrecht zum einfallenden Licht ausgebreitete Sproßsystem das Aussehen eines gefiederten Blattes bekommt*). Hauptachse wie Seitenzweige stellen ihr Spitzenwachstum ein und am Hauptsproß tritt, seiner Flanke entspringend, ein kräftiger Trieb hervor, der die eben geschilderte Wachstumsweise wiederholt. Wenn wir die Spitze des plagiotropen Sprosses entfernen, ist dies gänzlich belanglos auf das Wachstum der Pflanze, denn der wachsende Teil, der für sie von Bedeutung ist und ihre Ernährungs-

*) VIII, S. 56.

bahnen beherrscht, ist der junge Innovationstrieb. Wenn wir diesen entfernen, so entwickelt sich eine oder auch mehrere der an den Flanken des plagiotropen Sprosses befindlichen latenten Anlagen zum Ersatz des verlorenen.

In den bisher betrachteten Fällen haben wir die latenten Sproßanlagen kennen gelernt als Organreserven, die zur Regeneration verloren gegangener, den Aufbau der Pflanze bedingender Sproßteile bez. Sprosse dienen. Es fragt sich nunmehr, ob die korrelative Hemmung, welche die wachsende Sproßspitze auf die seitlichen Anlagen ausübt, nicht auch noch auf eine andere Weise sich beheben läßt als durch Entfernung oder Verletzung des Gipfels. Wenn ja, so treten die latenten Anlagen in Beziehung zur ungeschlechtlichen Vermehrung, sie können zu Innovationssprossen werden, die physiologisch von der Mutterachse unabhängig auf irgend eine Weise, so z. B. durch Absterben ihrer Stammachse von unten her zu selbständigen Individuen werden können. Eine derartige Entwicklung von seitlichen Anlagen zu Ästen, die gleich gebaut wie ihr Muttersproß und unbegrenzten Wachstums wie dieser sind, finden wir als normale Verzweigung bei vielen Laubmoosen ausgebildet, so z. B. bei *Fontinalis*, *Plagiothecium undulatum*. Hier können jederzeit am Sproß seitliche Anlagen zu Ästen sich entwickeln; die Hemmung, die ihr Austreiben hindert, ist nicht so stark wie bei den Formen, die normal unverzweigt sind.

Doch auch bei letzteren läßt sich hin und wieder ein Austreiben seitlicher Sproßinitialen bei intaktem Sproßgipfel auffinden. Korrelationen des Wachstums lassen sich bekanntlich in der Mehrzahl der Fälle auf Ernährungsverhältnisse zurückführen*), in unserem Falle darauf, daß die wachsende Spitze alle zur Verfügung stehenden Nährstoffe verbraucht und so den seitlichen Vegetationspunkten kein Material zu ihrer Ausbildung übrig bleibt. Eine Aufhebung dieser Hemmung ohne Entfernung oder anderweitige Wachstumssistierung des terminalen Vegetationspunktes ist wohl denkbar, wenn so viel Nährmaterial zur Verfügung steht, daß sowohl die Sproßspitze wie auch die seitlichen Anlagen ihren Bedarf decken können.

Auf diesen Umstand läßt sich ein Fall zurückführen, den Lorch von *Polytrichum commune* beschreibt**). Er fand im Teufelsfenn (Grunewald) Exemplare, an denen „kräftige Seitensprosse von bedeutender Länge" ausgetrieben waren. Lorch führt

*) VIII, S. 177 ff. und IX, S. 141 ff.
**) XIV, S. 454.

die Entwicklung dieser normal latenten Anlagen auf den Umstand zurück, daß sich zwischen den Stämmchen vielfach Moorteilchen festgesetzt hatten, die, wenn sie in die Gegend von Sproßinitialen kamen, deren Austreiben veranlaßten. Der Reiz, den diese Partikelchen ausgeübt, ist lediglich darin zu suchen, daß die Sproßanlagen in ihrer Ernährung von ihrem Mutterstämmchen unabhängig wurden, da ihnen nunmehr gelöste Nährstoffe unmittelbar zur Verfügung standen. Eine ähnliche Erscheinung beobachtete ich

Fig. 3.

bei *Ptilium crista castrensis*. In meinem aus dem Kugelbachwald bei Reichenhall stammenden Material fanden sich gar nicht selten Sprosse, an denen seitlich Innovationstriebe aufgetreten waren. In einem Falle war ihre Entwicklung erfolgt als Ersatz für den verloren gegangenen Sproßgipfel; es hatten sich, wie wir z. B. in Fig. 3 a deutlich sehen können, zwei oder drei apikale Anlagen zur kräftigen, mit zweizeilig angeordneten Ästchen versehenen Sprossen entwickelt, die sich annähernd in die Wachstumsrichtung ihrer Stammachse einstellten. Im anderen Falle (Fig. 3 b und c) aber erwies sich die Spitze des Muttersprosses vollständig intakt, trotzdem waren an ihr oft

bis zu fünf Seitentriebe entstanden, wobei von einer Förderung der apikalen Anlagen nichts zu bemerken war; diese Sprosse waren meist aus Anlagen im mittleren und unteren Teil hervorgegangen; kräftig gebaut wuchsen sie seitlich von ihrer Mutterachse empor. Man könnte das Auftreten dieser Triebe damit erklären, daß die Hauptsproßspitze zwar nicht abgestorben, aber doch eine, wenn auch nur vorübergehende Wachstumshemmung erlitten habe, während welcher Zeit eben das Austreiben der seitlichen Initialen erfolgt sei.

Daß aber Innovationssprosse bei lebhaft wachsender Hauptsproßspitze entstehen können, zeigte sich, als ich eben beschriebene Exemplare in feuchter Kammer auf Torf legte. Hier trat einmal dem negativen Geotropismus dieses Mooses entsprechend eine Emporkrümmung des Gipfels aus der Horizontalen in die Vertikale ein, ein deutlicher Beweis seines Wachstums, gleichzeitig kamen aber auch zu den schon vorhandenen Seitensprossen neue hinzu, die, ohne bestimmte Stellen zu bevorzugen, der dem Substrat dicht anliegenden und mit Nährstoffen reichlich versorgten Hauptachse entsprangen. Auch an den schon vorhandenen Seitenästen konnten neue Triebe sich bilden; dies geschah aber nur an den Punkten, wo die Innovationsäste mit dem Substrat in Berührung standen, ein deutlicher Hinweis darauf, daß das Austreiben dieser Anlagen auf Ernährungsverhältnisse zurückzuführen ist. Das Auswachsen seitlicher Anlagen zu Innovationssprossen scheint bei *Ptilium* nichts seltenes zu sein; wir finden in der Bryologie*) solche verzweigte Sprosse abgebildet und in der Beschreibung heißt es: „Planta .... simplex vel dichotoma vel parce ramosa", wovon die beiden letzteren Formen zum Teil auf eine Regeneration des verletzten Sproßgipfels (so Fig. 2 von Tab. 19), zum Teil auf ein Austreiben latenter Anlagen bei gesunder Scheitelregion der Hauptachse, ermöglicht durch die am betreffenden Standort herrschenden günstigen Ernährungsbedingungen, zurückzuführen sein dürften.

Ein dritter Fall sei noch von *Mnium undulatum* angeführt. Wir sehen in Fig. 4, daß die schon plagiotrop gewordene Hauptachse durch irgend einen Umstand auf den Boden zu liegen kam und sich dann — und nicht vorher, wie aus der orthotropen Stellung der Neutriebe senkrecht zum Muttersproß zu erschließen ist — drei kräftige Triebe entwickelten. Da die Spitze der Hauptachse sich noch als frisch und wachstumsfähig erwies, mag die Ursache der Entwicklung dieser Sprosse wohl ebenfalls in den durch die liegende Stellung gesteigerten Feuchtigkeits- und Ernährungsverhältnissen zu suchen sein.

*) II, Fasc. 57/61, S. 30 tab. 19.

Dies leitet uns über zum Einfluß der Feuchtigkeit auf die Entwicklung von Seitensprossen. Die große Bedeutung, welche die Feuchtigkeit für das Leben der Laubmoose hat, ist von Goebel in der Organographie schon hervorgehoben*). Wir müssen bedenken, daß die Moospflanze mit ihrer ganzen Oberfläche Wasser und darin gelöste Nährstoffe aufnehmen kann, außerdem aber, daß zur Turgeszenz und damit zum Wachstum des Moossprosses das in den Leitungsbahnen zugeführte Wasser nicht genügt, sondern notwendig auch eine äußere Wasserversorgung hinzukommen muß. Bei Moosen, die in dichtem Rasen oder dem Substrat angedrückt wachsen, ist die Wasserversorgung wohl an allen Teilen des Stämm-

Fig. 4.

chens gleich gut. Dies war auch in den meisten meiner Kulturen der Fall, wo sich die Pflanzen in einer wasserdampfreichen Atmosphäre befanden. Die Pflanze wird nun ganz allgemein nur diejenige Astinitiale zum Sproß entwickeln, die mit Wasser genügend versorgt ist und somit entscheiden die Feuchtigkeitsverhältnisse über die Zahl der auftretenden Neutriebe, den Ort ihrer Entstehung und ihr weiteres Auswachsen. Doch begegnen uns in diesem Punkte wiederum große Verschiedenheiten im Verhalten der einzelnen Moose.

Wir haben gesehen, daß bei einer Verletzung des im Wachstum begriffenen Sproßvegetationspunktes ein Ersatz dadurch zustande kommt, daß apikale Sproßanlagen in Entwicklung treten und das Wachstum der früheren Sproßspitze fortführen. Wenn nun, was

*) VIII, S. 362.

tatsächlich auch gar oft eintritt, außer den apikalen Ersatztrieben noch weitere Sprosse im Verlauf der Mutterachse ohne irgend eine ersichtliche Bevorzugung bestimmter Stellen zum Austreiben kommen, so glaube ich ihr Auftreten der großen Feuchtigkeit, die den Versuchsexemplaren zu Gebote stand, zuschreiben zu müssen.

Die Einwirkung der Feuchtigkeit und damit der Ernährung trat sehr deutlich zutage bei Versuchen mit Ptilium. Ich kultivierte Pflanzen nach Entfernung ihrer Spitze in aufrechter Stellung. Es entwickelten sich apikale Sprosse, die die Wachstumsrichtung ihrer Mutterpflanze beibehielten und Reproduktionssprosse des entfernten Gipfels darstellten. Außer ihnen hatten sich bei der überwiegenden Mehrzahl der Exemplare Innovationssprosse im Verlauf des Stämmchens gebildet, die kräftiger entwickelt waren als die apikalen Triebe. Die kräftigste Ausbildung erfuhren aber diejenigen Seitensprosse, die an dem dicht über und dem im Substrat befindlichen Teil der Mutterachse ausgetrieben waren. Dieses Verhalten kam vor allem in der Länge, welche die Triebe erreichten, zum Ausdruck; von den ausgeführten Messungen möchte ich nur einige Zahlen nennen:

Länge des apikalen Triebes . .	3 mm	2	2	$2^1/_2$	2
Länge des im mittleren Teil aufgetretenen Neutriebs . .	5 „	10			12
Länge des basalen Seitensprosses	15 „	20	23	25	24

Die Ursache dieser Differenzen ist offenbar nur in der Verteilung der Feuchtigkeit zu suchen. Bei den Sprossen, die in dichtem Rasen standen, waren die apikalen Sprosse sehr kräftig entwickelt, wie dies Fig. 3 a zeigt; hier war auch noch am Gipfel infolge des Rasenwuchses genügend Wasser festgehalten, um den austreibenden Anlagen die kräftige Ausbildung zu ermöglichen. Anders in meinem Versuche, wo ich die einzelnen Exemplare in Abständen voneinander kultivierte. Feuchtigkeit stand hier nur den basalen Anlagen in größerer Menge zur Verfügung und daher ihre kräftige Entwicklung. Die im oberen Teile austreibenden Sprosse waren fast ganz auf das im Stämmchen geleitete Wasser angewiesen und dementsprechend trat eine stufenweis zu verfolgende Längenabnahme der Innovationssprosse nach dem Gipfel hin ein. Es entwickeln sich zwar noch apikale Anlagen, aber sie sind schlecht mit Wasser und Nährstoffen versehen; sie bleiben klein und schwach. Je mehr wir uns dem Substrat nähern, desto besser werden die Feuchtigkeitsverhältnisse und desto kräftiger sind auch die ausgetriebenen Sprosse gebaut.

Es ist zu erwarten, daß an einem liegenden Sproß, bei dem die Feuchtigkeit ja allerorts gleich groß ist, dieser Unterschied in der

Stärke der Innovationssprosse in Wegfall kommt, also alle gleichmäßig entwickelt sind. Dies trifft auch in Wirklichkeit zu. An Ptiliumpflanzen, die ich nach Entfernung ihrer Spitze auf Torf legte, wuchsen außer 1—3 apikalen auch noch weitere Sprosse an beliebigen Stellen ihrer Achse aus, die sämtlich unter einem Winkel von 90° zu ihrer horizontalen Mutterachse geneigt, zu kräftigen normal gebauten Sprossen heranwuchsen (Fig. 5).

Fig. 5.

Doch auch bei diesen, für alle am Sproß vorhandenen Initialen nahezu gleichen Entwicklungsbedingungen werden durchaus nicht alle zu Sprossen. Dies ergab sich, als ich die basalen Partien von Ptiliumexemplaren liegend kultivierte. Der Versuch ergab zunächst dasselbe Resultat wie die Kultur der Exemplare, an denen ich nur die Spitze entfernt hatte. Es traten auch hier Innovationssprosse am oberen Ende auf, so daß also selbst noch an diesem unteren Teil der Achse eine Förderung der apikalwärts gelegenen Anlagen sich feststellen ließ; außerdem aber kamen noch einige Knospen an nicht besonders gekennzeichneten Stellen zum Austreiben. Nach Entfernung dieser Sprosse entwickelten sich aufs neue solche. Diesmal war aber eine Bevorzugung der apikalen Anlagen nicht mehr ersichtlich und ebenso, als ich diese Triebe abermals entfernte. Die Zahl der zur Entwicklung kommenden Astanlagen ist demnach eine beschränkte. Warum gerade gewisse Anlagen, die durch ihre Stellung an der Hauptachse gar nicht besonders zur Entwicklung prädestiniert zu sein scheinen, unter für alle vorhandenen Astanlagen ganz gleichen Außenbedingungen zum Austreiben gelangen, vermag ich nicht zu

sagen. Nach Correns*) ist dies individuellen Differenzen der einzelnen Anlagen zuzuschreiben, wie er ja auch für die verschiedene Stärke der Innovationssprosse nicht so sehr äußere Einflüsse als vielmehr die Beschaffenheit der Anlagen selbst verantwortlich macht. Die einmal ausgetriebenen Anlagen üben auf die übrigen eine hemmende Wirkung aus, die erst durch ihre Entfernung beseitigt wird.

Ganz eigenartige Verhältnisse zeigen die Laubmoose, wenn wir ihnen Wasser in größter Menge darbieten, wie dies bei der Kultur in Wasser der Fall ist.

Untergetauchte junge Sprosse von *Mnium* setzten ihr Spitzenwachstum ganz ungestört fort, eine Entwicklung ihrer seitlichen Initialen oder eine auf Wachstumsschwächung hindeutende Bildung von Rhizoiden trat nicht ein; nur die Blätter des Neuzuwachses blieben klein, von gelblicher Färbung und waren durch größere Zwischenräume getrennt, eine durch unzureichende Beleuchtung verursachte Etiolementserscheinung. Dekapitiert entwickelten sie ebenfalls nur apikale Anlagen zur Regeneration ihres verlorenen Gipfels. Wenn wir aber alte Mniumpflanzen in Wasser versenken, so tritt eine Entwicklung von Innovationstrieben aus der rhizomartigen basalen Partie, dann aber auch an anderen beliebigen Stellen des Stämmchens ein**). Dieses Verhalten alter Sprosse entspricht ihrem gewöhnlichen Verhalten am Land. Bei jungen Pflanzen haben wir eine streng eingehaltene Bevorzugung der apikalen Anlagen, denn hier ist, wie wir schon erwähnt haben, das Spitzenwachstum viel reger als bei älteren Pflanzen. Beim jungen Sproß strömen alle Nährstoffe der Spitze als der Stelle des Wachstums und des Verbrauches zu, was auch noch fortgeht, wenn die Spitze entfernt wird, daher denn auch die Entwicklung der apikalen Initialen. Beim alten Sproß ist das Gipfelwachstum träg und hat in vielen Fällen ganz aufgehört, und dies trifft nicht nur für Mnium zu, sondern auch bei den sog. unbegrenzt fortwachsenden Sprossen erlischt, wie Correns angibt***), mit Erreichung eines bestimmten Alters die Tätigkeit des terminalen Vegetationspunkts. Damit aber übt die Sproßspitze auch keinen so großen oder überhaupt keinen Einfluß auf den Nahrungsstrom aus; dementsprechend ist auch im letzteren Fall keine Förderung der gipfelständigen Seiteninitialen zu verzeichnen und die Innovationstriebe entsprossen beliebigen Stellen, d. h. denen,

*) V, S. 403.

**) An den Blättern der untergetauchten Pflanzen traten zahlreiche Rhizoiden auf; sie gingen in Chloronema über, an dem sich dann junge Moospflänzchen entwickelten.

***) V, S. 402.

wo die äußeren Bedingungen für ihr Auswachsen am günstigsten sind. In dem Versuche mit Mnium war bei den alten Exemplaren ein Weiterwachstum der Spitze nicht nachweisbar, es traten daher zunächst basale Innovationssprosse hervor, denen, entsprechend der reichlichen Wasserversorgung, auch solche im Laubblatteil folgten. Letztere wuchsen sofort dann aus, wenn der basale Teil an den Versuchspflanzen fehlte.

In anderen Fällen hat die Wasserkultur das Absterben des Hauptsproßgipfels zur unmittelbaren Folge, so bei *Plagiothecium undulatum;* doch blieb die Bevorzugung der apikalen Anlagen hier noch bestehen, indem sich ein apikaler Sproß entwickelte, der entweder die alte Spitze beiseite schob oder sich doch in die Wachstumsrichtung seiner Mutterpflanze stellte; außer solchen entwickelten sich aber auch noch andere Anlagen im Verlauf der Achse.

Am interessantesten sind die Polytricha bei Wasserkultur. Bastit*) kultivierte *Polytrichum juniperinum* samt den unterirdischen Sproßpartien unter Wasser. Nach einem Monat waren alle Blätter abgestorben, nur der Vegetationspunkt hatte seine grüne Farbe beibehalten; dagegen entwickelten sich aus dem Rhizom zahlreiche Neutriebe, die an Stelle der absterbenden Landsprosse treten. Lorch**) stellte bei einem ähnlichen Versuch das verschiedene Verhalten, das die Polytricha bei Wasserkultur zeigen, fest. Er befestigte Stämmchen von *Polytrichum commune* und *P. gracile* auf einer Kartonscheibe und ließ diese auf Wasser schwimmen, die Sprosse lagen der Kartonscheibe dicht an und diese wiederum war stets mit Wasser durchtränkt. Das Resultat war: „Die Stämmchen von *P. commune* wurden durch die horizontale Lage nicht veranlaßt, die ruhenden Astanlagen zu entwickeln. Dagegen setzte die Sproßspitze ihr Wachstum fort, indem sie sich scharf unter einem rechten Winkel gegen die Horizontale erhob. Ganz anders verhielten sich die Versuchsobjekte von *P. gracile* Dicks. Hier stellte die Sproßspitze ihr Wachstum ein, dagegen brachen an zahlreichen Stellen eines jeden Stämmchens zarte Triebe hervor, die nichts anderes als die geweckten ruhenden Astanlagen darstellten ..." Wie aus dieser Stelle hervorgeht, sieht Lorch in der horizontalen Lage seiner Sprosse den Grund für die Entwicklung der Sproßinitialen. Meinen Beobachtungen nach ist es die starke Feuchtigkeit, die hier die entscheidende Rolle spielt.

Ich stellte die Versuche in der Weise an, daß ich die Polytricha in Rasen beisammen in aufrechter Stellung in gewöhnliches Leitungs-

*) I, S. 375.

**) XIV, S. 457.

wasser versenkte. *P. commune* und *formosum* verhielten sich wie *P. juniperinum* bei Bastit: ihre Spitze wuchs ohne eine Hemmung zu erfahren weiter und einige Sprosse kamen auf diese Weise über die Wasseroberfläche hervor. Dabei war kein Unterschied im Verhalten alter und junger Sprosse zu konstatieren. Das von Bastit beobachtete Auftreten von Innovationssprossen aus dem Rhizomteil ist für uns belanglos, da diese Triebe ja in keiner Beziehung zu den schon vorhandenen stehen, während wir es ja lediglich mit dem Auftreten von Ästen zu tun haben.

Bei *P. strictum* hingegen verlor die Scheitelregion ihre frischgrüne Farbe; sie erschien gelblich bis dunkelbraun, war also offenbar infolge der Wasserkultur abgestorben. Dafür entwickelten sich wie bei *P. gracile* im Versuche von Lorch an zahlreichen Stellen des Stämmchens ruhende Astanlagen zu Sprossen. Eine Bevorzugung apikaler Anlagen war nicht zu beobachten. Hierin liegt ein Unterschied vom Verhalten entgipfelter Stämmchen am Lande; bei letzteren Entwicklung apikaler Anlagen und außerdem noch einige Innovationssprosse, bei Wasserkultur keine Bevorzugung der apikalen Anlagen, da die äußeren Umstände auf die gesamten inneren Vorgänge umändernd einwirken; infolge der reichlichen Wasserzufuhr Austreiben zahlreicher Neutriebe. Ich maß die Entfernung, in der die einzelnen Innovationssprosse vom Gipfel sich befanden, und diese Zahlen geben ein gutes Bild, wie jede Regelmäßigkeit in der Stellung der austreibenden Sprosse fehlt. Ich teile in folgender Tabelle einige solcher Zahlen mit:

Gesamtlänge des Stämmchens:	Entfernung der Innovationstriebe vom Sproßgipfel in mm:
110 mm	15, 20, 26, 33, 71, 81,
150 „	10, 35, 40, 48, 78, 90, 93,
98 „	50, 60, 93, 95,
110 „	19, 25, 30, 35, 55, 61,
135 „	26, 34, 40, 41, 62.

Im einen Fall hatte also die Wasserkultur keinen hemmenden Einfluß auf das Spitzenwachstum, im anderen aber wird das Wachstum der Sproßspitze sistiert und damit die Möglichkeit zur Entwicklung seitlicher Anlagen gegeben*). Zur Erklärung dieses Vorganges könnte man auch die Entwicklung der Astanlagen als das

*) Für das Absterben des Gipfels bei *Polytrichum strictum* ist, wie nachträglich angestellte Versuche zeigen, wohl der Ca-Gehalt des Leitungswassers verantwortlich zu machen: in destilliertem Wasser war kein Absterben des Gipfels und demgemäß auch keine Entwicklung von seitlichen Anlagen zu beobachten.

Primäre annehmen und das Absterben des Sproßgipfels damit erklären, daß die durch die Wasserkultur zum Austreiben veranlaßten seitlichen Initialen nun ihrerseits alle Nährstoffe für sich in Anspruch nehmen und so den Hauptsproßgipfel geradezu aushungern. Daß dem aber nicht so ist, sondern der Entwicklung der Seitenäste tatsächlich die Wachstumshemmung der Hauptsproßspitze vorausgeht, lehrt folgender Versuch: Wenn man *P. strictum*-Pflanzen so in Wasser untertaucht, daß ihr Gipfel noch über die Wasseroberfläche herausragt, so erfolgt keine Hemmung des Gipfelwachstums und damit unterbleibt auch die Entwicklung von Astanlagen am untergetauchten Stämmchenteil. Andererseits erfolgt ein Austreiben der Astanlagen bei *P. commune,* wenn wir ein sporogontragendes Stämmchen in Wasser versenken, da hier ja das Gipfelwachstum erloschen ist. Dieses verschiedene Verhalten der Polytrichumarten ist um so eigenartiger, als sich ganz nahe verwandte Formen darin unterscheiden, so *P. gracile* von dem ihm nahestehenden *P. formosum* und *P. strictum* von *P. juniperinum,* als dessen Varietät es von vielen Bryologen betrachtet wird.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich einige Bemerkungen über den Bau der Blätter dieser Wassersprosse einflechten. *P. commune, juniperinum* und *formosum* in Wasser gebracht, zeigen ein Absterben sämtlicher ihrer dem Aufenthalt am Land angepaßten Blätter*); die weiterwachsende Sproßspitze bildet neue, dem Leben im Wasser angepaßte Blätter**). Bastit untersuchte den Bau solcher Blätter und stellt auf Grund dessen folgende seiner Ansicht nach allgemein gültige Regel auf***): „Quand une mousse passe de la vie aérienne à la vie aquatique, les lames chlorophylliennes de la feuille disparaissent, les épidermes restent cellulosiques et le limbe ne comprend qu' une seule épaisseur de cellules contenant de la chlorophylle." Auch Lorch†) spricht schon den Blättern der Polytrichumpflanzen, die in wasserdampfgesättigter Atmosphäre gewachsen sind, die Ausbildung von Lamellen (und Schwellgewebe) ab. Denn diese xerophilen Einrichtungen erwiesen sich hier als unnütz und deshalb unterbleibe auch ihre Ausbildung. Diesen Behauptungen widerspricht Goebel: Die Lamellen werden bei Feuchtkultur lediglich reduziert, sie sind an den ans Wasserleben

*) Auch das Absterben dieser Blätter scheint durch das Ca des Leitungswassers herbeigeführt; in destilliertem Wasser behielten die Blätter ihr normales frischgrünes Aussehen bei. (Nachträgliche Bemerkung.)

**) IX, S. 36.

***) I, S. 378.

†) XIV, S. 482.

angepaßten Blättern wohl vorhanden, wenn auch niedriger als normal*).

Ich untersuchte die neugebildeten grünen Blätter eines seit zwei Monaten unter Wasser fortgewachsenen Sproßgipfels von *P. formosum*, und zwar solche, die schon so weit entwickelt waren, daß sie eine deutliche Gliederung in Scheidenteil und Spreite zeigten. Ein Querschnitt durch die Blattspreite bestätigte, wie wir in Fig. 6 sehen, die Richtigkeit der Angabe Goebels: das Blatt weist deutlich entwickelte, wenn auch niedrigere Lamellen auf, als die Landblätter besitzen.

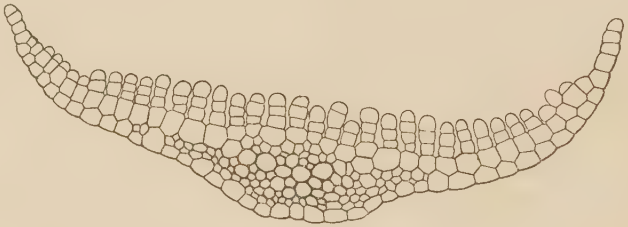

Fig. 6.

Jene Angaben sind wohl dadurch entstanden, daß man zu junge Blätter zur Untersuchung nahm; sowohl die Schilderung Lorchs, als insbesondere die von Bastit weisen auf ganz junge Blättchen hin, wie man sie auch als Primärblätter (Niederblätter) am basalen Teil von Landsprossen findet. Daß Bastit, der die Blätter seiner nie über 2 cm hohen, aus dem Rhizomteil hervorgegangenen Neutriebe, also selbstverständlich unausgebildete Blätter vor sich hatte, auf die oben zitierte Beschreibung kommen mußte, liegt auf der Hand. Primärblätter weisen auch am Land dieselbe Gestalt auf, die Bastit für die Blätter der Wassersprosse landbewohnender Laubmoose als charakteristisch hinstellt.

Außer einer gewissen, die zum Wachstum unumgänglich notwendige Quantität überschreitenden Feuchtigkeitsmenge ist zum Austreiben ruhender Astanlagen aber auch noch d a s L i c h t ein notwendiger Faktor.

Auch hier müssen wir das Austreiben apikaler Anlagen zum Zwecke des Ersatzes eines im Wachstum begriffenen Sproßgipfels oder eines ganzen Sprosses (wie bei *Hylocomium*), und das Auftreten von Innovationssprossen an beliebigen Stellen der Achse auseinanderhalten. Die Reproduktion des Gipfels findet auch bei Lichtabschluß statt, liegende wie aufrechte Exemplare von Mnium und von Ptilium

*) VIII, S. 364.

können zum Beweise dienen. Doch mögen die Feuchtigkeitsverhältnisse noch so günstig sein, außer den apikalen Sprossen, die im Dunkeln in der Regel in der Einzahl auftraten, entwickelten sich keine weiteren Initialen, auch nicht an liegend kultivierten Stämmchen. Die Reizwirkung, die das Licht auf die latenten Astanlagen ausübt, tritt auch sehr deutlich hervor, wenn wir einen in Wasser untergetauchten Rasen von *Polytrichum strictum* im Dunkeln sich weiter entwickeln lassen. Das Wasser übt seinerseits wie am Licht seinen hemmenden Einfluß auf das Wachstum der Sproßspitze aus, aber zu einer Entwicklung der seitlichen Anlagen fehlt das Licht; von einem Austreiben von Innovationssprossen war nicht die Spur zu bemerken. Daß das Auftreten von Innovationssprossen im Dunkeln unterbleibt, läßt sich ebenfalls auf eine hier eintretende Schwächung der Nährstoffbildung zurückführen. Das Nährmaterial reicht wohl noch für den Bedarf der wachsenden Spitze aus und daher auch für die Entwicklung eines diese ersetzenden seitlichen Vegetationspunkts, aber nicht für die Bildung anderweitiger Innovationstriebe.

Wenn wir, ehe wir weiter gehen, kurz die bisherigen Resultate zusammenfassen, so erhalten wir folgende Punkte:

1. Die am Sproß der Laubmoose befindlichen ruhenden Astanlagen sind von den im Wachstum begriffenen Vegetationspunkten korrelativ gehemmt.
2. Ein Austreiben der ruhenden Anlagen findet daher statt:
   a) Zum Ersatz der durch ihre Wachstumstätigkeit das Stämmchen aufbauenden Sproßspitze oder zum Ersatz (Reproduktion) verloren gegangener wesentlicher Sprosse (Hylocomium); im ersteren Fall ist eine Bevorzugung der apikalen Anlagen stets zu konstatieren.
   b) Bei Aufhebung der korrelativen Hemmung durch eine Steigerung der Ernährung, wobei dann eine Förderung von Anlagen bestimmter Stellungen nicht vorhanden ist.

Der sub a genannte Vorgang ist von besonderen äußeren Bedingungen unabhängig, er findet stets statt, wenn die allgemeinen Wachstumsbedingungen gegeben sind; der sub b angeführte Vorgang ist, da von einer Steigerung der Ernährungstätigkeit bedingt, von, eine solche herbeiführenden, besonders günstigen äußeren Verhältnissen abhängig. Wenn beide Vorgänge zusammen auftreten, so gewinnt der am besten ernährte Sproß die Oberhand über die übrigen.

3. Das spezielle Verhalten der Pflanzen ist hierbei abhängig vom Alter wie auch von ihrer individuellen Veranlagung *(Polytrichum)*.
4. Sprosse, deren Gipfelwachstum erloschen ist, werden durch Innovationssprosse aus dem persistierenden, mit Nährstoffen gut versorgten Rhizomteil ersetzt.

Die Feuchtigkeit ist nicht nur in vielen Fällen ausschlaggebend für die Entwicklung seitlicher Vegetationspunkte, sondern auch in anderer Beziehung noch für die Wuchsform des Laubmoossprosses von Bedeutung. Sie ist es, die das Fortwachsen derjenigen Sprosse ermöglicht, die man als Sprosse „begrenzten Wachstums" bezeichnet. Zu diesem gehören die plagiotropen, sterilen *Mnium*pflänzchen und die Äste des fertilen, der plagiotrope Sproß von *Hylocomium splendens*, die Seitenzweige (Kurztriebe) von *Ptilium* und *Hylocomium* und Äste wie Hauptachse von *Climacium dendroides*. Hier sei vorerst nur *Mnium* des näheren besprochen, von den anderen ist weiter unten (S. 30) die Rede.

Fig. 7.

Wir haben eingangs angeführt, daß die Spitze des in plagiotropes Wachstum übergegangenen sterilen Sprosses wie auch die der von Anfang an plagiotropen Äste des fertilen Sprosses ihr Wachstum einstellt. Sind jedoch die Wachstumsbedingungen günstig, d. h. steht der Spitze genügend Außenfeuchtigkeit zur Verfügung, so wächst der plagiotrope Sproß weiter. Dies ließ sich ganz regelmäßig bei solchen Exemplaren beobachten, die im dichten Rasen an feuchten Standorten wuchsen. Auch wenn ich plagiotrope Sprosse in feuchter Kammer aufbewahrte, trat mit großer Regelmäßigkeit das Weiterwachsen der Spitze ein. Die sonst sich einstellende Wachstumshemmung besteht also lediglich im Mangel von Wasser. Die Spitze trocknet ein. Der weiterwachsende Sproß — die Systematiker bezeichnen ihn als Flagellensproß — erreicht das Substrat, und zwar nicht durch eine bestimmte, dem Substrat zustrebende Wachstumsrichtung, sondern durch einen rein mechanischen Vorgang. Es wird nämlich dadurch, daß der plagiotrope Teil immer mehr an Länge zunimmt, der Schwerpunkt immer weiter von der senkrechten Achse weg nach außen verlegt und so senkt sich die Spitze allmählich zu Boden. Dieses Zubodensinken beobachtete ich unmittelbar, als beim Benetzen sich das Gewicht durch anhaftende Wassertropfen vergrößerte. Der Sproß behält nun seinen Charakter als Laubsproß

nicht bei, sondern geht in einen mit Rhizoiden besetzten Teil über. Dies war teils erst der Fall, als die Sproßspitze das Substrat erreicht hatte (Fig. 7), teils aber traten Rhizoiden und damit kleine schwach entwickelte Blättchen auch schon sofort bei Weiterentwicklung der Spitze auf. Mit diesen Rhizoiden befestigt sich der Sproß im Substrat; er wird dann wieder zum Laubsproß, der entweder aufrecht — wobei aber in meinen Kulturen eigentümlicherweise der dorsiventrale Bau erhalten blieb — in die Höhe wuchs, oder einen plagiotropen bogenförmig wieder das Substrat erreichenden und dort aufs neue wurzelnden Trieb darstellte.

An dieser Stelle möchte ich auf eine Arbeit von Dixon zu sprechen kommen, die sich betitelt: „An undescribed structure in Mnium with notes of Orthomnium" *).

Dixon fand an den aufrechten wie liegenden Sprossen von *Orthomnium*, ferner an den liegenden stoloniformen Sprossen von *Mnium affine*, *cuspidatum* und *rostratum* unter den normalen Laubblättern kleine, abweichend gestaltete Blättchen, die er als akzessorische Blätter bezeichnet. In ihrem Bau stellen diese Blättchen bei *Mn. cuspidatum* und *affine* Hemmungsbildungen normaler Laubblätter dar, während sie bei *Mn. rostratum* sich ihrer Gestalt nach nicht auf eine Jugendform der gewöhnlichen Blätter beziehen lassen, ebenso auch die Blättchen bei dem indischen *Orthomnium crispum*. Diesen ganz regellos zwischen die normalen Laubblätter eingestreuten Blattgebilden schreibt Dixon die Funktion von Schutzorganen der zarten unausgebildeten Blättchen des Vegetationskegels zu, ja er setzt sie analog den Knospenschuppen der höheren Pflanzen; deshalb auch ihr Vorkommen an den kriechenden Sprossen, da deren Vegetationspunkt am Boden hinwachse und die von ihm abgegliederten jungen zarten Blätter vor allem eine schützende Decke notwendig hätten.

Bei Nachprüfung dieser Erscheinung, wobei mir freilich nur die bei uns heimischen Arten zur Verfügung standen, bin ich zu einem wesentlich anderen Resultat gekommen. Zum mindesten wäre es sehr eigentümlich, wenn Organe, deren Aufgabe es ist, andere zarte Organe zu überdachen und vor Verletzung zu schützen, genau so schwach gebaut wären, als die von ihnen zu schützenden Organe; Schutzorgane sind doch im allgemeinen derb gebaut, um ihrer Aufgabe auch nachkommen zu können. Außerdem müßten derartige Schutzblätter auch in ganz regelmäßigen Abständen gebildet werden,

*) VI, S. 141.

denn das akzessorische Blatt wird ja durch das Wachstum des Vegetationspunktes von diesem abgerückt und damit funktionslos; dann müßte ein zweites Blatt schon so weit herangewachsen sein, um seine Aufgabe übernehmen zu können, andernfalls wären die Blättchen des Vegetationspunktes bis zur Abgliederung des nächsten solchen Schuppenblättchens ohne Schutz. Auffallend ist die Tatsache, daß Dixon solche Blattgebilde (bei den europäischen Arten!) nur an den niederliegenden „stoloniformen" Sprossen hat finden können. Die Blätter sind an den orthotropen Mniumsprossen in $^3/_8$ Divergenz angeordnet. Diese Stellung bleibt zwar auch am plagiotropen Mniumsproß bestehen, jedoch stehen die Blätter nicht mehr allseitig ab, sondern stellen ihre Oberseite alle annähernd senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes, wobei die Blätter der Rückseite wie die der Flanken je nach ihrer Insertionsstelle eine mehr oder minder starke Drehung an ihrer Basis auszuführen haben, um die angeführte Orientierung zum Licht zu erreichen, während die Blätter der Unterseite lediglich eine seitliche Wendung zu machen brauchen. Diese Drehung der Blätter kann so weit gehen, daß die Blattstellung am plagiotropen Sproß überhaupt zweizeilig erscheint, indem die Blätter alle in eine einzige Ebene zu stehen kommen (pseudodistische Anordnung der Blätter*)). Dies trifft ebenso für *Mn. undulatum* wie für andere Arten (*Mn. affine, Mn. cuspidatum* und *rostratum*) zu. Es ist nun leicht einzusehen, daß bei dichter Stellung der Blätter einzelne von ihnen nicht mehr die zu ihrer Ausbildung nötige Lichtmenge erhalten, da sie von anderen beschattet werden. Tatsächlich beobachtete ich derartig durch Lichtmangel hervorgerufene Hemmungsbildungen normaler Laubblätter ausschließlich auf der dem Substrat zugekehrten Seite der plagiotropen Sprosse. Ganz ähnliche Blättchen finden sich auch an der Basis der orthotropen Sprosse, da die Beleuchtung auch hier für die Bildung normaler Blätter nicht ausreicht und wo außerdem der vorhandene Rhizoidenfilz die Entwicklung der Blätter hemmt. Stets finden wir sie auch an den Stellen plagiotroper Triebe, wo diese rhizomartigen Charakter annehmen und die Blattbildung gegenüber der reichlichen Rhizoidbildung in den Hintergrund tritt. Bei *Mn. cuspidatum* konnte ich solche Blättchen nicht auffinden, was damit erklärbar ist, daß bei den untersuchten Exemplaren die Blätter sehr locker gestellt waren und damit eine gegenseitige Beschattung und Beeinträchtigung ausgeschlossen war.

Ebenso kann der plagiotrope Sproß von *Hylocomium splendens* sein Spitzenwachstum fortsetzen, ohne einen Innovationssproß zu

*) VIII, S. 357.

bilden, ein Vorgang, der ebenfalls nur bei genügender Feuchtigkeit stattfindet; doch wollen wir diesen Fall erst später betrachten. Auch das Verhalten der Seitenzweige begrenzten Wachstums soll uns noch im Zusammenhang beschäftigen.

Abgesehen davon, daß eine gewisse Lichtmenge für das Austreiben von ruhenden Sproßanlagen zu Innovationssprossen notwendig ist, ist das Licht überhaupt von hervorragender Bedeutung für die Gestaltungsverhältnisse des Moosstämmchens, als es sich als unbedingt notwendiger Faktor auch für die Abgliederung von Seitenzweigen begrenzten Wachstums und als die Ursache der dorsiventralen Gestaltung erweist.

Wir haben schon oben darauf hingewiesen, daß wir zweierlei Arten von (vegetativen) Seitensprossen bei den Laubmoosen unterscheiden können:

1. solche, die sich morphologisch von der Hauptachse nur dadurch unterscheiden, daß sie eben Seitenachsen sind, sonst aber in ihrem Habitus ihr ganz gleichen und unbegrenzten Wachstums wie diese sind *(Plagiothecium, Fontinalis)*;
2. Seitensprosse, welche schon habituell von der viel stärkeren Hauptachse abweichen, eine andere Wachstumsrichtung als diese haben und an ihr eine ganz bestimmte regelmäßige Stellung einnehmen. Sie sind auch unter normalen Verhältnissen begrenzten Wachstums (Kurztriebe). Als Beispiel können genannt werden die Seitenzweige von *Ptilium* und *Hylocomium*.

Die an einem liegenden, seiner Spitze beraubten Stämmchen von *Ptilium* auftretenden Seitensprosse zeigen den aufrechten Wuchs, die zweizeilige Anordnung der Äste, die diesem Moos das kammartige Aussehen verleiht und die durch die Dorsiventralität bedingte Einrollung des Vegetationspunktes, also ganz den für diese Art normalen Habitus (Fig. 5). Im Dunkeln hingegen wuchsen die Seitensprosse zwar ebenfalls senkrecht von ihrer horizontalen Mutterachse empor, aber es unterblieb jegliche Zweigbildung. Ebenso fehlte die charakteristische Einkrümmung des Vegetationspunktes. Die Sprosse liefen in eine gerade kegelige Spitze aus. Fig. 8 zeigt einen von diesen Trieben, die, wie schon erwähnt, stets in der Einzahl am apikalen Ende des verletzten Stämmchens entstanden.

Lassen wir den Innovationssproß von *Hylocomium splendens* bei Lichtabschluß austreiben, so zeigt sich insofern eine Übereinstimmung mit *Ptilium*, als er ohne die sonst eintretende Zweigbildung

und ohne eine Neigung zum Umbiegen in die Horizontale zu zeigen, vertikal emporwächst. Der Lichtmangel ruft also in der Gestaltung der neuen Sprosse zwei Erscheinungen hervor: Das Ausbleiben der Bildung von Seitenzweigen und das Fehlen der Dorsiventralität.

Nebenbei sei bemerkt, daß das Fehlen des Lichtes auch noch stark auf die Wachstumsgeschwindigkeit einwirkt. Im Dunkeln gewachsene Sprosse von *Hylocomium* hatten 34 Tage nach Ansetzen der Kultur eine Durchschnittshöhe von ca. 8 mm; bei einseitiger Beleuchtung gewachsene Sprosse in der gleichen Zeit eine Höhe von 28 mm erreicht. Auch die einzelnen Arten verhalten sich verschieden: *Ptilium* wächst rascher und besser als *Hylocomium splendens*, dessen Gipfel in einer gewissen Höhe im Dunkeln stets kränkelt und zumeist abstirbt, was auch Goesfeld*) schon angibt. Einige Laubmoose, wie z. B. *Hypnum cupressiforme***), wachsen im Dunkeln überhaupt nicht.

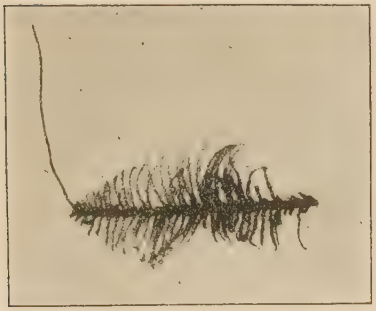

Fig. 8.

Im ersten Fall können wir die Wirkung des Lichtes wieder auf eine Beeinflussung der Ernährungstätigkeit der Pflanze zurückführen. Entweder werden die zur Bildung von Zweigen nötigen organischen Stoffe überhaupt nicht gebildet, oder aber die Pflanze verbraucht alle verfügbaren Baumaterialien, um ihr Scheitelwachstum zu unterhalten.

Was den Verlust der Dorsiventralität betrifft, so äußert er sich einmal im Fehlen der nach der Bauchseite zu gerichteten Einkrümmung des Vegetationspunktes bei *Ptilium*, in der Beibehaltung des orthotropen Wuchses bei *Hylocomium splendens*, in der radiären Beblätterung, sodann aber auch noch darin, daß die für die plagiotropen Moossprosse so charakteristische Anordnung der Äste in zwei Reihen, nämlich nur auf den Flanken der Hauptachse, ebenfalls verloren geht. Dies tritt sehr deutlich zutage, wenn wir Dunkelsprosse von *Ptilium* dem diffusen Tageslicht aussetzen. Nach etwa vierzehn Tagen waren an ihnen kleine Zweige, deren größte kaum die Länge von 1 mm erreichten, aufgetreten; die zweizeilige Anordnung aber war nicht mehr eingehalten. Ebenso zeigten auch dem Licht ausgesetzte Dunkelsprosse von *Hyl. splendens* eine allseitige Zweigbildung am Stämmchen (Fig. 9 D u. 10).

*) III, S. 188.
**) XV.

Für gewöhnlich sind Zweige wie Sproßanlagen bei den plagiotropen Laubmoosen auf den Flanken der Sproßachse angeordnet. Eine Erklärung für diese Stellung gibt uns Correns*): Er sucht zu erweisen, daß die Seitenzweige in regelmäßigen, durch die Zahl der anlagelos bleibenden Blattsegmente ausdrückbaren Entfernungen am Stämmchen entstehen; er findet hierbei die Zahl 4, resp. ein Multiplum davon. Wenn nun bei $^3/_8$ Stellung der Blätter jedes vierte Blattsegment eine Astanlage bildet, so müssen, wie die einfache Konstruktion zeigt, die Zweige und Astanlagen am Sproß in zwei Längszeilen stehen. Für die plagiotropen Mniumsprossen, wo ja jedes Blatt eine Astanlage trägt, trifft dies natürlich nicht zu.

Fig. 9.

Fig. 10.

An derselben Stelle erwähnt Correns Fälle, die zur Annahme zwingen, daß diese Orientierung der Zweige nicht ohne den Einfluß des Lichtes erfolgt, ja, daß wir dem Licht einen Einfluß auf den Ort der Entstehung der Anlagen zuschreiben müssen. Die Anordnung der Astanlagen auf den Flanken ist bisweilen schon unter normalen Verhältnissen gestört; so fand ich bisweilen auch Initialen an sonst ganz regulären Ptiliumpflanzen auf der Bauchseite, wie dies auch Goebel**) für *Hyl. splendens* und *Thuidium* angibt. Diese Astanlagen treiben jedoch gewöhnlich nicht aus.

Schon bei den im diffusen Tageslicht gewachsenen Sprossen von *Ptilium* war die zweizeilige Anordnung der Zweige nicht stets

*) IV, S. 26.
**) VIII, S. 199.

streng eingehalten, indem einzelne Zweige eine andere Richtung zeigten; dies war, wie die genauere Beobachtung zeigte, dadurch bedingt, daß die Zweige zum Teil zwar noch an den Flanken ihren Ursprung nahmen, aber in anderer Richtung ausgewachsen waren, selten auch war der Zweig aus einer nicht flankenständigen Anlage hervorgegangen. Bei Sprossen, die im Dunkeln sich entwickelt hatten, war die zweizeilige Anordnung der Zweige aber völlig aufgegeben worden. Die allseitige Stellung der Zweige könnte allerdings auch durch starke Torsionen des Stämmchens vorgetäuscht werden. Diese halte ich aber schon deshalb für ausgeschlossen, da zwei dicht übereinanderstehende Zweige einen Winkel von 90° miteinander bildeten, so daß also auf eine ganz minimale Strecke des Stämmchens eine Drehung um 90° träfe. Außerdem aber wiederholte ich den Versuch auf vertikal gestelltem Klinostaten, wo also die Beleuchtung eine allseitig gleiche und eine eventuell durch ungleiche Beleuchtung hervorgerufene Stämmchentorsion vollkommen ausgeschlossen war, mit ganz dem gleichen Resultat.

Doch blieben sowohl bei *Ptilium* wie bei *Hylocomium* die Dunkelsprosse auch am Licht schwach entwickelt und alsbald trieben am liegenden Muttersproß neue Sprosse hervor, die zu kräftigen Pflanzen heranwuchsen, bei Ptilium mit der charakteristischen zweizeiligen Astbildung, und die die Dunkelsprosse weit überflügelten. Ein solches Exemplar zeigt uns die Fig. 9, wo die im Dunkeln gebildeten Sprosse mit D, die bei nachfolgender Belichtung entstandenen mit H bezeichnet sind.

Die Wirkung des Lichtes auf die Bildung der Äste tritt auch sehr deutlich hervor, wenn wir von *Climacium dendroides* einen jungen Sproß bei einseitiger Beleuchtung wachsen lassen. Bei diesem radiären Moos treten die Äste am Hauptsproß bekanntlich erst in einer gewissen Höhe auf. Unter dem Einfluß des einseitigen Lichtes entwickeln sich die Äste nur auf der dem Licht zugekehrten Seite. Die übrigen Seiten des Sprosses bleiben vollständig astlos (Fig. 14).

Wir haben gesehen, daß die zweizeilige Anordnung der Zweige dorsiventraler Laubmoose als eine Wirkung des einseitig einfallenden Lichtes zu betrachten ist. Wir können daher derartige Sprosse radiär machen, wenn wir sie von Anfang an einer allseitig gleichmäßigen Beleuchtung aussetzen, wie dies Němec bei *Ptilium* gelang*), als er Innovationstriebe auf vertikal gestelltem Klinostaten aussprossen ließ.

*) XV.

Die Dorsiventralität als solche hängt aber nicht lediglich von Lichtverhältnissen ab. *Ptilium crista castrensis* ist ein zumeist mehr oder minder aufrecht wachsendes Moos, das in allen meinen Kulturen einen ausgesprochenen negativen Geotropismus zeigte, und doch typisch dorsiventral gebaut. Hier kann also nicht die einseitige Beleuchtung die Dorsiventralität induzieren, da eine solche gar nicht vorhanden war. N ě m e c beobachtete, daß die auf dem Klinostaten gezogenen radiären Pflänzchen nach einiger Zeit ihre radiäre Beschaffenheit verloren und zur Dorsiventralität zurückkehrten. Er

Fig. 11.

führt dies auf eine Beeinflussung zurück, die durch den Zusammenhang mit der dorsiventralen Mutterpflanze gegeben ist. Diese Beeinflussung des Innovationssprosses durch den plagiotropen dorsiventralen Muttersproß trat auch deutlich hervor, als ich bei *Hylocomium splendens* die vorhandenen jungen Innovationssprosse entfernte und der plagiotrope Sproß bei normalem diffusen Tageslicht weiter kultiviert wurde. Es traten an diesen 1—2, selten 3 und mehr neue Innovationstriebe auf, die noch die normale zweizeilige Aststellung zeigten; sie bogen mit ihrer Spitze entweder in die Horizontale um und stellten ihr Wachstum ein, oder aber wuchsen, da die Feuchtigkeitsverhältnisse es gestatteten, an der Spitze weiter, wobei die zweizeilige Anordnung der Äste wenigstens anfangs nicht gestört

war. In beiden Fällen konnten dann an den Flanken neue Innovationssprosse auftreten, welche die zweite Generation darstellten; sie hatten aber die zweizeilige Astanordnung zum großen Teil aufgegeben und ebenso war es bei den Sprossen der dritten und der folgenden Generationen, welch letztere aber nur eine sehr spärliche Zweigbildung aufwiesen. Innovationssprosse der ersten Generation mit unregelmäßiger Zweigstellung waren nur sehr wenige zu finden (Fig. 11). Das Resultat dieser Kultur stimmt vollständig mit den Ergebnissen überein, die Němec bei seinen Versuchen erhielt und aus denen er folgert, daß bei der Induktion der Dorsiventralität bei manchen Laubmoosen der Zusammenhang mit der dorsiventralen Mutterpflanze eine Rolle spielt. Die am plagiotropen Sproß auftretenden Innovationssprosse (erste Generation) waren noch normal, auf die weiteren Generationen war naturgemäß der Einfluß des plagiotropen Sproßteils viel schwächer und daher kam auch unter der Wirkung des allseitigen Lichtes eine allseitige Verzweigung zustande. Bei *Ptilium*, in dessen Wachstumsweise wir nicht mehrere aufeinander folgende Generationen finden, waren unter ganz den gleichen Außenbedingungen wie auch für die Hylocomiumkulturen maßgebend waren, die auftretenden Sprosse von Anfang an dorsiventral gebaut.

Auch die Intensität des Lichtes ist von Bedeutung auf das Wachstum der Moose. Während *Climacium*, *Ptilium* und *Hylocomium* unter normalen Verhältnissen nicht dem Lichte zuwachsen, zeigen sie bei schwachem Lichte ein ausgesprochen positiv heliotropes Wachstum.

An dieser Stelle möchte ich auf eine Wuchsform von *Hylocomium splendens* zu sprechen kommen, deren Eigentümlichkeit darin besteht, daß der Sproß nicht sein Spitzenwachstum einstellt und ein Innovationssproß den Aufbau der Pflanze weiterführt, sondern daß er weiter wächst und somit der so charakteristische Etagenwuchs unterbleibt. Eine derartige Form ist in Fig. 12 wiedergegeben. Sie wurde in feuchten Felsspalten im Kugelbachwald bei Reichenhall gesammelt. Dadurch, daß der plagiotrope Sproß anstatt wie normal sein Wachstum einzustellen und einen Innovationssproß in seinem Verlaufe abzugliedern, weiter gewachsen war, kam ein langes zweizeilig verästeltes, am Boden niederliegendes Stämmchen zustande. Auf das kräftige Spitzenwachstum weist schon die Tatsache hin, daß an einer der geschilderten Pflanzen bei Verletzung des Gipfels sich zwei apikale Ersatzsprosse gebildet haben, die ebenfalls in horizontaler Richtung weiterwuchsen. Zum Weiterwachsen einer Sproßspitze gehemmten Wachstums ist, wie wir für *Mnium* schon gezeigt

haben, vor allem Feuchtigkeit notwendig. Diese war hier vorhanden, als die Spitze des plagiotropen Sproßteils auf ein feuchtes Substrat zu liegen gekommen war, auf dem sie sich dann weiter entwickelte. Man könnte diese Form auch auf Konto einer schwachen einseitigen Beleuchtung setzen, die veranlaßte, daß der Sproß positiv heliotropisch weiterwuchs. Damit stimmt aber die Orientierung der Seitenäste nicht überein. Diese bilden bekanntlich wiederum Ästchen aus, die in einer Ebene stehen und die Verzweigungsebene der Äste erster Ordnung ist normal dieselbe wie die des Hauptsprosses und diese Ebene steht senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes. Hier also müßte die Verzweigungsebene der Äste erster Ordnung einen rechten Winkel zur Wachstumsrichtung der Hauptachse bilden. Es kann aber bei solchen unbegrenzt fortwachsenden Hylocomiumsprossen die Umbiegung in die Horizontale überhaupt unterbleiben. Auch dies beobachtete ich nur an Sprossen, die unter besonders günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen sich entwickelten, wie dies zutraf für Pflanzen, die in dichtem Rasen zusammen standen und infolgedessen auch ausgesprochenes Oberlicht erhielten. Als ich solche Exemplare in gut feuchtem Raume in Kultur nahm, wuchs, da die Beleuchtung eine schwache war, ihre Spitze zu einem langen in die Lichtrichtung eingestellten Sproß heran; bei liegend kultivierten Sprossen bog die Spitze in die Vertikale um und wuchs dann aufrecht nach oben, dem von oben einfallenden Licht entgegen. Was die Anordnung der Seitenzweige betrifft, so war sie bei den im Freien gesammelten Exemplaren rein zweizeilig, an dem in Kultur entstandenen Teil waren die Äste wenig zahlreich, eine Folge der ungünstigen Lichtverhältnisse. Ihre Stellung war auch hier noch im allgemeinen zweizeilig, wenn auch besonders apikalwärts manche

Fig. 12.

Störungen eingetreten waren. Die Fiederästchen hatten ihre Oberfläche senkrecht zum einfallenden Licht gestellt.

Der dorsiventrale Bau der Moose erweist sich somit als ein von äußeren Bedingungen viel unabhängigeres Moment als die Wachstumsrichtung der Sprosse selbst. Letztere ist durch Beleuchtungs- wie Feuchtigkeitsverhältnisse leicht beeinflußbar. Dies ließ sich auch bei *Plagiothecium undulatum* schön beobachten. Das Moos ist typisch plagiotrop-dorsiventral, wie der im Querschnitt ovale Stamm, die komplanate Beblätterung, die Asymmetrie der Flankenblätter, die Entstehung der Astinitialen auf den Flanken zeigen. Die in der Kultur infolge Dekapitierung auftretenden Sprosse wuchsen aber nicht am Substrat liegend fort, sondern ihre Wachstumsrichtung war eine aufsteigende, ja, oft geradezu aufrechte. Die Beblätterung war anfangs allseitig abstehend, nicht komplanat, ging aber später in die normale komplanate Beblätterung über. Also auch hier wieder trotz der abweichenden Wuchsart die Rückkehr zu der vom Muttersproß induzierten Dorsiventralität. Als ich die ausgetriebenen Sprosse vom Muttersproß entfernte und sie auf Torf legte, bogen sie sich mit ihrer Spitze in die Höhe und wuchsen, zwar dorsiventral gebaut, in aufsteigender Richtung weiter. Die Umstimmung der Wachstumsrichtung dürfte wohl den Feuchtigkeitsverhältnissen zugeschrieben werden, wie denn überhaupt die Wachstumsweise der plagiotropen Moossprosse mehr von den Feuchtigkeits- und Beleuchtungsverhältnissen als vom Geotropismus abzuhängen scheint.

Es bleibt uns noch zu betrachten das Verhalten der Seitenzweige begrenzten Wachstums, wie wir sie bei *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista castrensis* und *Climacium dendroides* finden.

Von der Hauptachse abgetrennte Fiederästchen von *Hyl. splendens* zeigten zweierlei Erscheinungen: Erstens entwickelten sich bei fast allen von ihnen an irgend einer Stelle, und zwar an der Flanke ihrer Achse ein, zwei, selten auch drei orthotrop auswachsende Triebe. Die Seitenzweige verhielten sich hierin also genau wie die Hauptachse. Dann aber war in vielen Fällen auch die Spitze des Seitenzweiges oder auch die des Seitenzweiges zweiter Ordnung weiter gewachsen, sie erschien dann frischgrün und hatte sich vom Substrat weggekrümmt; zuweilen war sie sogar (Fig. 13 c) zu einem kleinen zarten Sproß ausgewachsen, indem sie sich mittels Rhizoiden im Substrat fixierte und dann mehr oder minder aufrecht emporwuchs. Nur selten war sie unter Beibehaltung des plagiotropen Wachstums am Substrat kriechend fortgewachsen. Der Spitzen-

sproß unterschied sich von dem im Verlauf der Achse aus einer latenten Anlage entstandenen Sproß sofort durch seine zarte schwache Ausbildung. Die Triebe behielten die orthotrope Wachstumsrichtung bei, die Bildung von Ästen war eine äußerst schwache (Fig. 13).

Bei *Ptilium* wuchsen die isolierten Seitenzweige an ihrer Spitze fort, sich mit Rhizoiden im Substrat fixierend und wurden zu einem zarten schief aufsteigenden Sproß. Innovationssprosse aus ruhenden Anlagen können hier nicht auftreten, da solche am Seitenzweig fehlen. Als ich aber dekapitierte Seitensprosse auf Torf auslegte, bildeten sich an ihrer Achse reichlich Rhizoiden, die in Chloronema übergingen und aus diesem kamen dann junge aufrechte neue Triebe hervor. Im Zusammenhang mit der Pflanze traten solche aus Chloro-

Fig. 13.

nema hervorgehende Triebe auch an den Zweigen alter, liegend kultivierter Sprosse auf. In einigen Fällen war auch die Spitze der an der Hauptachse befindlichen Seitenzweige weitergewachsen.

Climacium dendroides: Dieses Moos ist durch eine eigentümliche Wuchsart ausgezeichnet. Aus dem unterirdischen kriechenden Sproßteil gehen die jungen senkrecht emporwachsenden Triebe hervor, die erst in einer bestimmten Höhe anfangen, Äste auszubilden, die dann der Pflanze das bäumchenartige Aussehen verleihen. Weder die Spitze der Hauptachse noch die ihrer Seitenäste ist aber eines fortgesetzten Wachstums fähig und das alte Stämmchen wird durch Innovationssprosse aus dem Rhizomteil ersetzt. Eine Weiterentwicklung dieser Sprosse tritt aber dann ein, wenn das Stämmchen zu Boden fällt und so eine Steigerung der Feuchtigkeitsverhältnisse das Wachstum ermöglicht*). Ich beobachtete ein Weiterwachsen der Äste wie der Hauptsproßspitze auch bei Exemplaren, die aufrecht

*) VIII, S. 384 und II, vol. V.

in einer wasserdampfsatten Atmosphäre gewachsen sind. Die Äste, die sonst eine annähernd horizontale Wachstumsrichtung einhielten, ja, ähnlich den plagiotropen Ästen von *Mnium undulatum* sich zumeist mit ihrer Spitze zu Boden senkten, zeigten bei Weiterwachsen das Bestreben, sich nach aufwärts in die Vertikale zu biegen, wie in Fig. 14 zu sehen ist. Wir bemerken auch die gleichzeitig aufgetretenen Innovationssprosse (Fig. 14 ♂), die sich, da wir es ja mit einem Stämmchen gehemmten Wachstums zu tun haben, nicht apikal an

Fig. 14.
Der Pfeil gibt die Lichtrichtung.

diesem, sondern an beliebigen Stellen, zumeist aber an dem am besten mit Nährstoffen versorgten basalen Teil der Achse entwickelt haben, ein Vorgang, der mit dem Auftreten von Innovationssprossen an alten Mniumpflanzen übereinstimmt.

Abgetrennte und auf Torf gelegte wie aufrecht kultivierte Äste waren zumeist nur schwach oder gar nicht an der Spitze weiter gewachsen und ganz selten hatten sie einen aufsteigenden, mit langen Rhizoiden versehenen Sproß gebildet. Bei der überwiegenden Mehrzahl war nie apikal, sondern eher basalwärts, oft sogar unmittelbar am basalen Ende ein Innovationssproß aufgetreten. Dieser war entweder

sofort in die Höhe gewachsen, oder seine Wachstumsrichtung war mehr oder minder horizontal, bisweilen war er bis an seine Spitze hinauf mit Büscheln langer Rhizoiden versehen.

Vom Weiterwachsen der Äste bei Sphagnum berichtet schon Schimper*) bei Besprechung von *Sphagnum cuspidatum;* er beobachtete, daß an warmen Standorten aus der Spitze der Äste schlanke Triebe sich entwickelten, die zu einem jungen Pflänzchen wurden. In Kultur gelang es nur bei zwei Exemplaren, eine Astspitze zum Weiterwachstum zu bringen. Dies geschah bei im Warmhaus wachsenden Pflanzen. Die Astspitze bog sich empor und bildete ein kleines Köpfchen aus.

Betrachten wir das Verhalten der Seitenzweige im gesamten, so ergeben sich zwei Gruppen.

1. Die einen sind an und für sich unbegrenzten Wachstums wie ihr Muttersproß und stellen eigentlich Innovationssprosse dar, die anstatt, wie gewöhnlich, im basalen Teil der Pflanze am beblätterten Sproß auftreten. Diese Gruppe ist vertreten durch *Plagiothecium, Fontinalis.*
2. Die anderen sind unter gewöhnlichen Verhältnissen begrenzten Wachstums und stellen Kurztriebe dar. Sie sind einer Weiterentwicklung dann fähig, wenn sie genügend Feuchtigkeit zur Verfügung haben. Ihre Hauptachse stellt ebenfalls ihr Wachstum ein, wie bei *Climacium, Mnium* und *Hylocomium,* oder sie ist unbegrenzten Wachstums, wie *Ptilium,* und dann habe ich eine Weiterentwicklung der Zweige nur beobachtet, wenn sie von der Hauptachse abgetrennt waren oder diese in ihrem Wachstum durch äußere Umstände gehemmt worden war. Jedenfalls aber ist ihre Weiterentwicklung auch dann möglich, wenn wir ihnen reichlich Nährstoffe zur Verfügung stellen und sie von der Hauptachse unabhängig machen.

An den Seitenzweigen (nicht aller Moose!) sind auch ruhende Sproßinitialen vorhanden, die bei gegebenen Bedingungen zu Innovationssprossen werden können. Es entstehen somit sowohl bei Entwicklung der ruhenden Astanlagen wie beim Weiterwachsen der Spitze junge Moospflänzchen an den Zweigen, weshalb auch diese Vorgänge ins Gebiet der ungeschlechtlichen Vermehrung zu stellen sind.

In all den bisher angeführten Fällen erwiesen sich die latenten Astanlagen als Initialen, die zu einem Innovationssproß, einem

*) XVI, S. 69 tab. XVI, Fig. 1 j.

Ast vom Hauptsproßcharakter heranwuchsen. Es gelang in keinem einzigen Falle, einen Sproß, wo eine strenge Differenzierung in Hauptachse und Zweige durchgeführt ist, zu Regeneration seiner Seitenzweige zu bringen. Ich versuchte dies auf verschiedene Weise bei *Ptilium crista castrensis*: ich entfernte an den Exemplaren sämtliche Zweige und kultivierte sie dann liegend und aufrecht weiter. Die Sprosse wuchsen mit ihrer Spitze weiter, wobei sich die liegenden in die Höhe krümmten; eine Zweigbildung trat aber nur am neu hinzugewachsenen Teil auf, die entfernten Zweige wurden nicht ersetzt. Ebensowenig trat eine Neubildung von Zweigen ein, als ich auch noch den Gipfel des Hauptsprosses entfernte; es entwickelten sich wohl ruhende Anlagen zu Hauptsprossen, aber von einer Zweigbildung am alten Stämmchen war nichts zu bemerken.

Wir haben somit am normal ausgewachsenen Sproß nur Anlagen von Innovationsästen, nicht aber von Zweigen. Die Initialen letzterer entwickeln sich unter normalen Bedingungen sämtliche, und nur bei Lichtmangel sind sie in ihrer Entwicklung gehemmt. An einen im Dunkeln gewachsenen Sproß von *Ptilium* finden wir deshalb Anlagen von Seitenzweigen wie von Hauptsprossen; ob allerdings ein morphologischer Unterschied zwischen den Initialen von Seitenzweigen und den von Innovationssprossen vorhanden ist, gelang nicht festzustellen.

Sind an einem im Dunkeln gewachsenen Sproß von *Ptilium* bezw. *Hylocomium* zweierlei Sproßanlagen vorhanden, so trifft dies auch für die Stämmchen mancher Moose unter natürlichen Verhältnissen zu. Correns*) stellte dies für *Thamnium* fest, wo Laubtriebanlagen und Stolonenanlagen vorhanden sind, die sich aber äußerlich ebenfalls nicht unterscheiden ließen, sondern deren Verschiedenheit sich erst beim Austreiben ergab.

Eine interessante Arbeitsteilung der austreibenden Sprosse ist bei *Fontinalis* zu beobachten. In der Organographie**) erwähnt Goebel, daß sich an Fontinalispflanzen, im stehenden Wasser kultiviert, „namentlich im Frühjahr zahlreiche, mit kleinen Rhizoidbüscheln und rudimentären Blättchen besetzte, gekrümmte junge Sprosse" entwickeln.

Als ich Fontinalispflanzen, die im Juni 1909 in der Donau bei Regensburg gesammelt waren, längere Zeit im gewöhnlichen Leitungswasser aufbewahrte, entwickelten sich an ihnen im ganzen Verlauf der Achse in der Gegend der Knospen, aber nicht an allen Knospen,

*) V, S. 268 und S. 391.
**) VIII, S. 355.

aus den Epidermiszellen des Stämmchens kräftige Rhizoiden, die oft ganz dichte wirre Büschel bildeten —, eine eigentümliche Erscheinung, da die Angehörigen der Gattung Fontinalis mit Ausnahme einer einzigen Art (*Fontinalis seriata*) in den systematischen Werken als vollkommen rhizoidlos (abgesehen von den Haftrhizoiden an der Basis) geschildert werden. Die von Goebel erwähnten Triebe bekam ich erst, als ich Fontinalis auf Torf liegend gut feucht kultivierte. Die Spitze der Pflänzchen wie ihrer Äste richtete sich mehr oder minder vertikal in die Höhe, und die gleiche aufrechte Wuchsrichtung zeigten auch die an entgipfelten Exemplaren auftretenden Sprosse. An diesen orthotropen Sprossen bildeten sich ganz eigenartige Triebe aus, die zumeist horizontal, also unter einem Winkel von 90° zu

Fig. 15.

ihrer Mutterachse geneigt oder schief aufsteigend auswuchsen. Diese Sprosse waren, wie Fig. 15 zeigt, mit kleineren Blättchen besetzt und hatten auf ihrer dem Substrat zugewendeten Seite zwischen den Blättchen zum Teil so, daß diese ganz verdeckt waren, starke Stränge außerordentlich kräftiger Rhizoiden ausgebildet. Die zumeist hakenartig gekrümmten Sprosse traten durchaus nicht stets basal an den senkrechten Sprossen auf, sondern waren des öfteren stark deren apikalem Ende genähert und ragten frei in die Luft hinaus mit senkrecht herabhängenden Rhizoiden. Diese Rhizomsprosse konnten Blattsprosse abgliedern, wie auch mit ihrer Spitze unmittelbar in einen Laubsproß übergehen.

Die Entwicklung der rhizomartigen Sprosse erklärt Goebel als eine erblich gewordene Anpassung an den Standort des im flutenden Wasser mittels basaler Rhizoiden an Steinen usw. festgehefteten

Mooses. Soweit meine Versuche reichen, ist das Austreiben der Sprosse nicht direkt an bestimmte äußere Bedingungen gebunden, sondern es scheint die Beschaffenheit der Pflanze selbst hier mitzuspielen. Eine Störung der Wachstumsvorgänge durch „Laboratoriumsluft" möchte ich deshalb nicht annehmen, da auch bei Kulturen, die in Gewächshäusern standen, diese Erscheinung auftrat. Weitere Versuche sollen in diesem Punkte die gewünschte Klarheit noch geben. Jedenfalls nehmen die rhizomartigen Sprosse nicht aus Anlagen ihren Ursprung, die von vornherein schon durch ihr Äußeres als Anlagen von Rhizomtrieben kenntlich sind, sondern es entscheiden hier nicht näher bekannte innere Umstände, ob sich die Knospe zum Rhizomtrieb entwickelt oder ob sie zum Laubsproß wird.

Der morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Teil soll der Widerlegung von Behauptungen dienen, die in jüngstvergangener Zeit von Velenovský und Servit aufgestellt worden sind*) und die in Widerspruch mit der allgemein verbreiteten Lehre von den Verzweigungsverhältnissen der Laubmoose stehen. Die Abgliederung von Seitenachsen, abgesehen von den Verzweigungen, die durch Spaltung des Vegetationspunktes oder durch Auftreten von Adventivsprossen zustande kommen, steht bekanntlich in strenger Beziehung zu den Blättern des betreffenden Muttersprosses. Während bei den Phanerogamen die Anlage von Seitensprossen in den Blattachseln erfolgt, finden wir bei den Laubmoosen einen anderen Verzweigungsmodus: die Verzweigung ist hier nicht axillär, sondern wie Leitgeb **) auf Grund seiner klassischen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen festgestellt hat, entsteht die Seitenachse bezw. die Anlage einer solchen unterhalb des Blattes, aus dem basalen Teil des von der Scheitelzelle des Muttersprosses abgeschnittenen, ein Blatt bildenden Segmentes. Das zur Seitenachse gehörige Blatt steht somit nicht unterhalb, sondern oberhalb des Zweiges bezw. der Zweiginitiale. Diese Lehre von der hypophyllen (C. Müller) Verzweigung der Laubmoose ist auch in die Lehrbücher übergegangen. Nun ist aber von seiten Velenovskýs***) als ein für die Laubmoose „allgemein geltendes und durchaus richtiges Gesetz" der Satz aufgestellt worden, daß „Seitenzweige und Seitenknospen ausnahmslos in der Mediane in den Stämmchenblattachseln ent-

*) XVIII, S. 130 und XVII, S. 287.
**) XI und XII.
***) XVIII, S. 130.

stehen", also die Verzweigung der Laubmoose gleich der der Phanerogamen eine typisch axilläre ist, eine Ansicht, die auch von Servit vertreten und zu stützen versucht wird.

Velenovský, der ja den Ergebnissen der Entwicklungsgeschichte jegliche Bedeutung für die Morphologie abspricht, gründet dieses sein Gesetz natürlich auf den fertigen Zustand, auf den Zustand der ausgewachsenen Pflanze und wir müssen zugeben, daß in der Mehrzahl der Fälle, der Seitensproß mehr oder minder in der Mediane oberhalb eines Blattes sich befindet, also ein Achselblatt vorhanden zu sein scheint. Wenn aber Velenovský sagt, „im fertigen Zustand entstehen alle Seitenzweige und Knospen stets knapp in der Achsel", so ist dies unrichtig. Denn Leitgeb *) hat nachgewiesen, daß die seitlichen Sproßanlagen schon sehr frühzeitig am Vegetationskegel des Hauptsprosses, so z. B. bei *Fontinalis* in einer Entfernung von 5—6 Spiralumgängen von der Scheitelzelle entstehen. Sie wachsen entweder zu Zweigen aus oder bleiben in ihrer Entwicklung gehemmt und stellen dann ruhende Astanlagen dar. Im fertigen Zustand am ausgewachsenen Sproß sind die seitlichen Anlagen also schon vorhanden und es werden keine neuen mehr interkalar gebildet.

Es ist hier nicht der Platz, um über die Bedeutung der entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen zu sprechen, aber jedenfalls wird man zugeben müssen, daß der ursprüngliche Ort der Anlage der Seitensprosse und ihr weiteres Schicksal beim Längenwachstum ihres Muttersprosses hier, wo es sich doch um das Zustandekommen der Verzweigung handelt, von Wesenheit sein wird. So müssen wir denn, um die Stellung der Seitenachsen am fertigen Stämmchen richtig einschätzen zu können, die Art ihres Zustandekommens verfolgen.

Wir wollen mit der Betrachtung eines Mooses beginnen, das uns möglichst einfache Verhältnisse darbietet und, um den Vorwurf Servits, daß man beim Studium der Verzweigung „zum größten Teil auf entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen fußte", den erwachsenen Zustand hingegen fast vollständig vernachlässigte, zu entgehen, gerade den fertigen Zustand vor allem in Erwägung ziehen.

Die Laubmoose wachsen bekanntlich mit einer dreischneidigen Scheitelzelle. Daraus resultiert, wenn keine Komplikationen hinzutreten, eine dreizeilige Blattstellung. Zu den Moosen, die entsprechend der dreischneidigen Scheitelzelle $^1/_3$ Stellung ihrer Blätter zeigen, gehören die *Fontinalis*arten. Hier stehen, abgesehen von den gleich zu besprechenden Ausnahmefällen Blätter und Blattanlagen

*) XIII, S. 33.

genau in drei Längsreihen, es entspricht somit jedes vierte Blatt dem ersten in seiner Stellung an der Sproßachse. Zwischen je zwei solchen in derselben Orthostiche inserierten Blättern, von denen ich das der Sproßspitze zu stehende, das Oberblatt (Fig. 16 O), das nach unten zu stehende das Unterblatt (Fig. 16 U) nenne, schieben sich zwei Blätter ein, die den zwei anderen Orthostichen der Achse angehören, nämlich ein oberes Seitenblatt (Fig. 16 O s) und ein unteres Seitenblatt (Fig. 16 U s). Die Blätter, die schon bald unter der Vegetationsspitze ihre normale Größe erreichen, nehmen an ihrer Basis nicht $^1/_3$ des Stämmchenumfanges ein, sondern fast $^2/_3$ desselben. Dadurch kommt der anodische Rand des oberen Seitenblattes und der kathodische Rand des unteren Seitenblattes fast in eine Ebene, nämlich in die der Mediane des Ober- und Unterblattes zu stehen (vgl. Fig. 16 und 17).

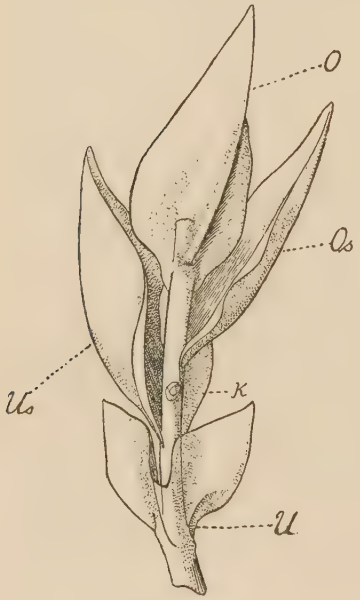

Fig. 16.

Die Untersuchung der Anlage der Seitenachsen am Vegetationskegel des Hauptsprosses gab ein mit den Beobachtungen Leitgebs vollkommen übereinstimmendes Resultat. Das von der Scheitelzelle abgegliederte Segment zerfällt zunächst in einen nach innen zu gelegenen Stengelteil, der das innere Stammgewebe liefert, und einen äußeren Teil, den Blatteil Leitgebs, aus dessen oberer Partie Blatt und Blattgrund hervorgehen, während seine basale Partie, der basiskope Basilarteil, die Stämmchenrinde liefert. Aus dem letztgenannten Teil entstehen auch die Seitenknospen in der Weise, daß eine Zelle sich stark nach außen wölbt und in ihr durch schiefe Wände eine dreieckige Zelle abgeschnitten wird, die dreischneidige Scheitelzelle des Seitensprosses. Diese Initialzelle der Seitenachse ist bei *Fontinalis* meist so gelegen, daß sie direkt unter die Mediane des Oberblattes zu stehen kommt, also desjenigen Blattes, das aus demselben Segment wie sie selbst hervorgegangen ist. Dementsprechend finden wir der Sproßspitze zu, wo die Stellung der Blätter noch ungestört ist, also die $^1/_3$ Divergenz einhält, und auch der vertikale Abstand der Blätter noch gering ist, die schon hier in Form von kleinen

Knospen entwickelten Astanlagen in der Verlängerung der Mittellinie des Oberblattes. Die Knospe steht also, gleichviel ob die Blattspirale links- oder rechtslaufend ist, da ja die Medianen von Ober- und Unterblatt in dieselbe Ebene fallen, in der Mediane dieser beiden Blätter am anodischen Rand des oberen Seitenblattes, der ja unmittelbar unter der Mitte des Oberblattes ansetzt. Die Knospe ist hier ihrem Stammblatt, dem Oberblatt viel näher als dem Unterblatt. Diese Stellung ist in Fig. 17 schematisch dargestellt.

Nun kann aber schon hier der Fall eintreten, daß die junge Knospe etwas seitlich von der Mediane des Oberblattes, damit aber auch aus der Mediane des Unterblattes verschoben erscheint. Dies kommt daher, wenn im basiskopen Basilarteil radiäre Wände in der Weise auftreten, daß eine solche Wand gerade in die Medianebene des Oberblattes zu stehen kommt. Dadurch fehlt natürlich eine median zum Oberblatt gelegene Zelle, und die Konstituierung der dreischneidigen Scheitelzelle erfolgt somit in einer der seitlich gelegenen Zellen, wie dies auch Leitgeb beobachtet hat und abbildet*).

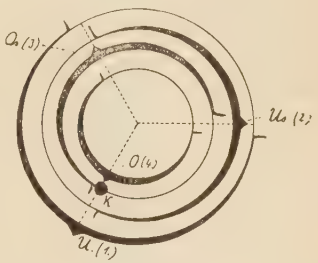

Fig. 17.

Am Stämmchen von *Fontinalis* finden wir aber auch ab und zu zwei dicht neben- oder übereinander stehende Knospen, wie Fig. 18 solche zeigt. Diese lassen sich nach Leitgeb dadurch erklären, daß bei eben angeführter Teilung durch Radialwände bezw. Querwände zwei nebeneinander bezw. übereinander liegende Zellen zu Knospen werden. Doch können in vielen Fällen solche Doppelknospen auch dadurch vorgetäuscht werden, daß sich ganz an der Basis des Seitensprosses eine Knospe entwickelt. Daß solch ganz basale Knospen vorhanden sind, zeigt Fig. 26. Fig. 19 gibt zwei nebeneinanderstehende Knospen im Querschnitt des Stämmchens. Die Blätter bezw. Blattsegmente sind in oben angeführter Weise mit O, U, Os, Us bezeichnet.

Gegen den Vegetationspunkt zu stehen die Blätter sehr dicht, die Zwischenräume zwischen ihnen sind gering. Wenn aber das Streckenwachstum des Sprosses einsetzt, so werden die vertikalen Abstände der Blätter größer, anderseits werden die Knospen auch von ihrem Stammblatt weg nach abwärts geschoben. In der Mehrzahl der Fälle erfolgt das Längenwachstum der Segmente so, daß

*) XI, S. 334 und Tab. III, Fig. 1 und 3.

die Knospe ihre Stellung am anodischen Rand des oberen Seitenblattes beibehält und dann ungefähr in der Mitte zwischen den Ansatzstellen von Ober- und Unterblatt steht (Fig. 16). Geht die vertikale Verschiebung weiter, so kommt sie unterhalb der Ansatzstelle des oberen Seitenblattes an dessen herablaufendem Saum zu stehen. Der anodische Rand ist hier etwas stärker entwickelt und greift weiter herab, als der kathodische. In vielen Fällen steht die Knospe seitlich unterhalb des herablaufenden Saumes, aber noch deutlich oberhalb des kathodischen Randes des unteren Seitenblattes, wenn auch zum Teil diesem stark genähert. Selten endlich geht die vertikale Streckung des oberhalb der Knospe befindlichen

Fig. 18.

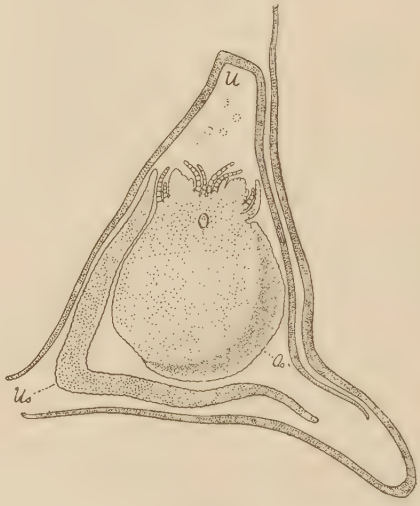

Fig. 19.

basalen Blatteils so weit, daß die Knospe an den kathodischen Rand des unteren Seitenblattes zu stehen kommt. Diese verschiedenen Stellungsarten können an einer und derselben Sproßachse miteinander abwechseln, je nach dem gerade das Längenwachstum an der betreffenden Stelle ein größeres oder geringeres war. Der Sproßspitze zu steht jedoch stets die Knospe dem Oberblatt viel näher als dem Unterblatt.

Niemals aber geht bei *Fontinalis* die Verschiebung so weit, daß die Knospe unmittelbar in die Achsel des Unterblattes zu stehen käme. Sie steht stets, selbst in den Fällen stärkster vertikaler Verschiebung, ein gut Stück oberhalb der Ansatzstelle des Unterblattes. Deshalb nimmt Fontinalis bei Velenovský eine Sonderstellung ein. Er gibt zu, daß sich die Knospen und Seitensprosse hoch über der Achsel des Unterblattes befinden. Es soll aber nach

Velenovský genau zu beobachten sein, wie der Zweig am Sproß herab in die Achsel des Blattes läuft, wo er seinen eigentlichen Ursprung hat, und dies zeigt auch eine Abbildung in seiner Morphologie. In Wirklichkeit existiert aber ein am Hauptsproß herablaufendes Zweigstück nicht. „Hier", sagt Velenovský, „wurde der Seitenast durch das Wachstum der Hauptachse aus der Blattachsel emporgehoben." Darüber kann aber doch lediglich die Entwicklungsgeschichte entscheiden, und diese spricht gegen die Behauptung Velenovskýs.

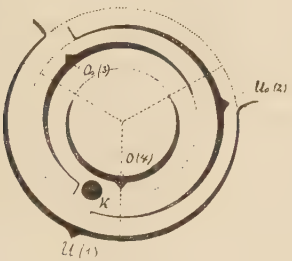

Fig. 20.

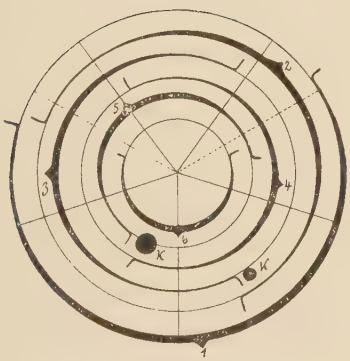

Fig. 21.

Fig. 22.

Nun bleibt aber auch bei *Fontinalis* die $^1/_3$ Stellung der Blätter zumeist nicht erhalten. Es erfolgen bei der Streckung des Stämmchens Torsionen, die stets in gleichem Sinn wie die Blattspirale verlaufen und die Blätter in ihrem gegenseitigen horizontalen Abstand verschieben. Es kommt dadurch Blatt 1 nicht mehr in dieselbe Orthostiche mit Blatt 4, sondern ist bei linkslaufender Blattspirale von diesem nach links, bei rechtslaufender nach rechts verschoben und so finden wir denn bei Fontinalis alle Übergangsformen bis zur ausgeprägten $^2/_5$ Stellung. Diese Torsionen, die, wie Leitgeb richtig bemerkt, schon wenige Blattzyklen unter der Sproßspitze

einsetzen können, verschieben auch die Knospen in ihrer Stellung zu ihren Stammblättern. Dabei kann man stets genau feststellen, in welcher Richtung die Torsion erfolgt ist: Knospen wie Blätter sind dann in gleicher Richtung verschoben. Die Stämmchenstrecke, welche die Tordierung zeigt, kann lang oder kurz sein, im letzteren Falle folgt z. B. auf eine regelmäßige $^1/_3$ Stellung eine Strecke mit sechs Blättern in $^2/_5$ Stellung, darauf geht es sofort wieder in $^1/_3$ Stellung weiter, oder aber es kann auch eine sehr lange Strecke des Stämmchens $^2/_5$ Divergenz der Blätter zeigen. Die Torsion des Stämmchens kann aber auch so erfolgen, daß wohl die $^1/_3$ Stellung gestört, aber die $^2/_5$ Stellung nicht erreicht wird, und wir finden dann eine undeutliche $^1/_3$ Stellung, so daß in manchen Fällen der Übergang der reinen $^1/_3$ Stellung in die $^2/_5$ Stellung sehr schön zu beobachten ist. Welchen Einfluß diese nachträglich auftretenden Drehungen auf die Stellung der Seitenachsen zu den Blättern haben, zeigen schematisch Fig. 20 und 21. In Fig. 20 ist Blatt 3, das obere Seitenblatt, schon im Sinne der linkslaufenden Blattspirale verschoben. Es ist seine Mediane von der des ihm vorhergehenden Blattes (Blatt 4) mehr als $^1/_3$ der Stämmchenperipherie entfernt, und ebenso wirkt die Sproßtorsion auch auf die folgenden Blätter, so daß Blatt 1 nicht mehr in dieselbe Orthostiche mit Blatt 4 zu stehen kommt. Die Knospe wird ebenso wie die Blätter verschoben und verliert so ihre Stellung in der Mediane des Oberblattes. Das in Fig. 21 abgebildete Schema gibt die Konstruktion der in Fig. 22 abgebildeten Sproßstelle. Hier ist durch starke Linkstorsion die Divergenz von $^1/_3$ auf nahezu $^2/_5$ erhöht worden. Es entspricht nicht mehr Blatt 4 dem Blatt 1, noch Blatt 3 dem Blatt 6, sondern erst die Medianen von Blatt 1 und Blatt 6 kommen annähernd in dieselbe Ebene. Die Knospen werden im gleichen Sinne verschoben und stehen nun zwischen den Medianen ihrer ursprünglichen Ober- und Unterblätter.

Je nach Stärke und Dauer der Torsion ergeben sich dreierlei Stellungen des Seitensprosses zu den Blättern des Hauptsprosses:

1. Die Knospe steht noch in der Mittellinie des Oberblattes, ihres Stammblattes, jedoch das Unterblatt ist aus dieser Linie im Sinne der Blattspirale seitlich verschoben.
2. Der Seitensproß steht zwischen der Mittellinie seines Oberblattes und der seines Unterblattes (Fig. 21).

   In diesen beiden Fällen fehlt ein eigentliches Achselblatt.
3. Die Knospe steht mehr oder minder in der Mediane des Unterblattes, seitlich von der Mittellinie des Oberblattes abgerückt.

Es hat demnach die Torsion im ersten Falle unterhalb der Knospe, im dritten Falle unterhalb des Oberblattes, aber oberhalb der Knospe eingesetzt.

Die Stellung der Knospe zu den Seitenblättern kann die oben angeführten Fälle vertikaler Verschiebung aufweisen, wenn wir auch weitaus am häufigsten die Seitenachse am anodischen Rand des oberen Seitenblattes finden.

Es ist bekannt, daß der dreischneidigen Scheitelzelle bei den Laubmoosen nur selten eine dreizeilige Blattstellung entspricht. Kommt bei *Fontinalis* die Änderung der ursprünglichen $^1/_3$ Stellung durch Torsionen erst während des Streckenwachstums des Stämmchens zustande, so wird bei der Mehrzahl der Moose die Blattstellung aus der $^1/_3$ Divergenz schon im Vegetationspunkt in eine andere Divergenz übergeführt, und das geschieht, wie C o r r e n s nachgewiesen hat*), durch Scheiteltorsion. Dies ist unter anderem bei *Mnium* der Fall, wo wir schon am Vegetationspunkt die Blätter in $^3/_8$ Divergenz finden, welche Stellung auch am fertigen Sproß eingehalten wird. Die Torsion ist auch hier der Segmentspirale homodrom. Der Effekt der Torsion ist hier derselbe wie bei Fontinalis: Es entsprechen sich nicht mehr ein Blatt 1 und 4 in ihrer Stellung an der Sproßachse, sondern diese ursprüngliche Stellung wird geändert, indem die auf Blatt 4 als dem Oberblatt folgenden Blätter durch die bei Mnium schon im Scheitel erfolgende Torsion so verschoben werden, daß sie nicht mehr einen medianen Abstand von $^1/_3$, sondern von $^3/_8$ der Sproßperipherie aufweisen. Wir können also auch hier in bezug auf die Astanlage ein Oberblatt, 2 Seitenblätter und ein Unterblatt erkennen, nur daß eben Ober- und Unterblatt nicht mehr in derselben Orthostiche sich befinden.

Betrachten wir nun eine Stelle der ausgewachsenen Sproßachse (Fig. 23). Die Astanlage befindet sich dicht oberhalb eines Blattes, das wir als Unterblatt annehmen, und zwar in dessen Mittellinie. Das nächst höhere Blatt, also das untere Seitenblatt, greift mit seinem kathodischen Rande herab bis zum Unterblatt. Ebenso läuft der anodische Rand des oberen Seitenblattes bis zur Ansatzstelle des Unterblattes herab und trifft es etwas seitlich von der Mitte, so daß die Astanlage stets an den anodischen Rand des oberen Seitenblattes zu stehen kommt. Das Oberblatt steht, je nachdem die Blattspirale links- oder rechtslaufend ist, rechts oder links von der Mediane des Unterblattes verschoben. In Fig. 24 ist der Verlauf der Stämmchensegmente schematisch dargestellt bei rechtslaufend angenommener

*) IV, S. 6.

Blattspirale. Die Anlage des Seitensprosses erscheint bei Mnium daher stets im Sinne der mit der Blattspirale homodromen Torsion von seinem Stammblatt, dem Oberblatt seitlich verschoben.

Die Torsion findet aber hier, wie C o r r e n s zeigt, schon so früh statt, daß sie schon mit dem dritten Segmentumlauf ihre definitive Größe erreicht hat, so daß also die eigentliche Stengelbildung noch

Fig. 23.

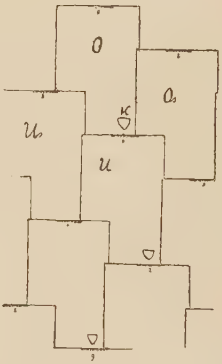

Fig. 24.

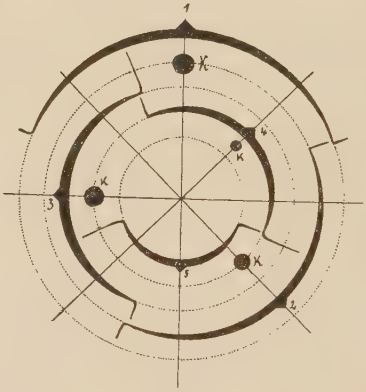

Fig. 25.

gar nicht begonnen hat. Der sich erst nach erfolgter Torsion ausbildende Basalteil des Segmentes kann daher einen vollkommen geraden, nicht gedrehten Verlauf nehmen. Die Anlage der Seitenknospen erfolgt ebenfalls erst mehrere Segmentumläufe von der Scheitelzelle entfernt, so daß trotz der Scheiteltorsion eine vollkommen ungestörte, mediane Stellung der Seitenknospen zu ihrem Stammblatt, falls sie in der Mitte des basalen Blatteiles abgeschnitten werden, resultieren müßte. In Querschnitt durch die Vegetations-

spitze eines jungen Mniumsprosses sehen wir die Astanlagen als große dreiseitige Zellen, und zwar nicht in der Mitte des Segmentes, sondern stets im kathodischen Teil desselben. Der kathodische Teil des Segmentes kommt, wie die einfache Konstruktion einer $^3/_8$ Stellung (Fig. 24 und 25) ergibt, stets in die Mitte des drittuntersten Segmentes, das ist des Unterblattes, zu stehen. Die Blattrippe entwickelt sich aber in der Mediane des Segmentes, so daß also die Astanlage in kathodischer Richtung von der Mittellinie ihres Stammblattes verschoben erscheint.

Die vertikale Verschiebung bei *Mnium* geht viel weiter als bei *Fontinalis;* während bei letzterem Moos anfangs ein Längenwachstum im basiskopen Basalteil des Segments, also in dem unterhalb der Knospe befindlichen Teil, dann erst eine Längsstreckung des akroskopen, über der Knospe befindlichen Stengelteils erfolgt, ist bei Mnium die Längsstreckung des basiskopen Basalteils ganz unbedeutend. Gerade diese ist es aber, die eine bis zur Ansetzstelle des Unterblattes gehende vertikale Verschiebung verhindert und so finden wir bei Mnium die Astanlage am ausgebildeten Stämmchen in der Achsel des Unterblattes.

Betrachten wir noch die Stellungsverhältnisse der Äste bei *Sphagnum,* welches Moos nach Velenovský-Servit eine Sonderstellung einnimmt, insofern als „keine bestimmte Orientierung der Zweige zu den Blättern existiert", was darin zum Ausdruck komme, daß ein Achselblatt fehlt. Am ausgebildeten Stämmchen sehen wir den Seitenast, der hier die Eigentümlichkeit aufweist, sich alsbald zu verzweigen, seitlich unter seinem Oberblatt aus dessen Mediane in kathodischer Richtung gerückt, am anodischen Rand des aus dem nächst unteren Segment hervorgehenden Blattes, also des oberen Seitenblattes, wobei er auch hier bei stärkerem Wachstum der oberen Segmentpartie bis auf den kathodischen Rand des unteren Seitenblattes rücken kann. Leitgeb, der auch das Zustandekommen der Verzweigung bei Sphagnum untersuchte, stellte fest, daß die Knospe aus der kathodischen Hälfte des Basalteils der Segmente ihren Ursprung nimmt. Doch erscheint der ausgebildete Ast oft ziemlich in der Mitte unterhalb seines Oberblattes, was daher rührt, daß er im Verhältnis zur schmalen Blattbasis ein ziemlich großes Stück der Sproßperipherie einnimmt. Daß der unter der kathodischen Hälfte des Oberblattes stehende Ast nicht in die Mediane des Unterblattes kommt, wie wir dies für *Mnium* gesehen haben, hängt mit der bei den Torfmoosen schwächeren Scheiteltorsion zusammen: Bei *Mnium* wird durch letztere $^3/_8$ Stellung der Blätter, bei *Sphagnum* nur $^2/_5$ Stellung erzielt. Nun ergibt die einfache Konstruktion,

daß bei $^3/_8$ Divergenz der kathodische Rand des Oberblattes über die Mitte des Unterblattes fällt (Mediane des Ober- und Unterblattes sind $^1/_8$ der Sproßperipherie entfernt), also auch die unterhalb dieses Teils gebildete Knospe in die Mediane des Unterblattes zu stehen kommt (Fig. 25 und Fig. 24). Bei $^2/_5$ Stellung hingegen stehen kathodischer Teil des Oberblattes und anodischer Teil des Unterblattes übereinander (Fig. 21; außerdem die Konstruktion bei Schimper, XVI Tab. VII, Fig. 3 und 4), und so kommt es, daß bei Sphagnum ein median unter der Knospe befindliches Blatt fehlt. Sphagnum nimmt demnach in bezug auf die Stellung der Seitenzweige zu den Blättern des Hauptsprosses keine isolierte Stellung ein, sondern diese ergibt sich wie auch bei Mnium und Fontinalis aus dem Ort der Entstehung des Seitenzweiges und der Größe der Stämmchen-(Scheitel-)torsion.

Die Astbasis.

Während Velenovský in seiner vergleichenden Morphologie ganz allgemein bemerkt, daß die Seitenzweige mit bedeutend kleineren Blättchen beginnen, die manchmal geteilt und in Wimpern zerschlitzt sein können, heißt es in der schon oben genannten Arbeit von Servit wie folgt: „Die monopodiale Verzweigung ist makroskopisch schon durch das Vorhandensein einer Scheide an der Basis des Zweiges gekennzeichnet... Am häufigsten, so bei den pleurokarpen Laubmoosen besteht sie aus bis zur Basis geteilten Blättchen. Diese bestehen gewöhnlich aus einer Zellschicht, deren Zellen dünnwandig und chlorophyllos sind."

Betrachten wir daraufhin die zu den Pleurokarpen gehörige Fontinalis. Die Basis der Seitensprosse ist hier, wie Fig. 26 zeigt, von einigen wenigen (meist nur 2—3) Blättchen umgeben, die an der Hauptachse inseriert zu sein scheinen und die Basis des Seitenzweiges umfassen. Wir finden diese Blättchen auch schon an der Knospe, die von ihnen kapuzenartig überdacht wird. Sie stellen also nach Servit die Astscheide dar. Wie aus der oben angeführten Stelle zu entnehmen ist, wären diese 2—3 Blättchen als die Teile eines bis zur Basis geteilten Blattes aufzufassen. In diesem Falle müßten sie dann in derselben Zone, in der gleichen Entfernung von der Astbasis stehen, um diese einen Ring bildend. Dies trifft aber für sie nicht zu. Die Astbasisblätter fügen sich, wie die genauere Beobachtung zeigt, in die der des Hauptsprosses antidrome Blattspirale des Nebensprosses ein, indem das erste Blättchen, obwohl es oft verhältnismäßig weit von der Seitensproßbasis entfernt sein kann, in der Orthostiche genau dem vierten, schon deutlich am

Seitensproß hinaufgerückten Blatt entspricht. Ebenso ist dies für die anderen Blättchen an der Astbasis nachzuweisen. Damit ist klar erwiesen, daß diese Blättchen nicht ein in mehrere Teile geteiltes Blatt darstellen, sondern jedes für sich einem eigenen Segment entstammt, und zwar einem von der Scheitelzelle des Nebensprosses abgegliederten Segment, daß die Blättchen trotz ihrer Stellung an der Oberfläche des Hauptsprosses nicht dem Hauptsproß angehören. Diese Tatsache tritt noch deutlicher hervor, wenn wir einen nicht zu dünnen Tangentialschnitt des Hauptsprosses herstellen, der die Knospe quer durchschnitten zeigt, wie dies in Fig. 27 dargestellt

Fig. 26.

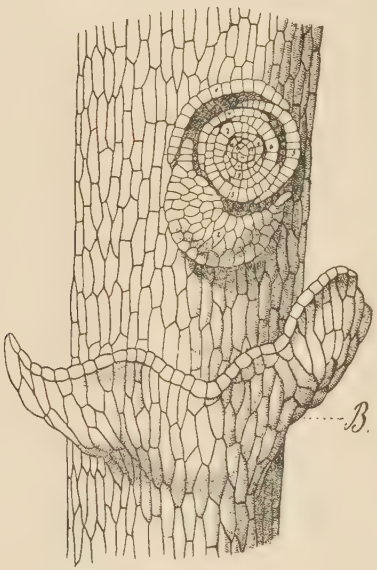

Fig. 27.

ist. Wir sehen in B das unterhalb der Knospe befindliche, dem Hauptsproß angehörige Blatt und die querdurchschnittene Seitenknospe. Blatt 1—3, die etwa die beim Auswachsen der Knospe an der Basis zurückbleibenden Blätter darstellen, fügen sich genau der bis zum jüngsten Blatt zu verfolgenden, streng eingehaltenen linkslaufenden $^1/_3$ Spirale der Blätter des Seitensprosses ein.

Die Blätter an der Basis wie die sich an diese unmittelbar anschließenden Blätter des Astes sind Primärblätter (Niederblätter), die sich von den normalen Laubblättern durch ihre geringe Größe und das Fehlen der für jene so charakteristischen Kielfaltung unterscheiden. Chlorophyllosigkeit als Charakteristikum ihrer Zellen, wie Servit angibt, habe ich nicht finden können.

Die Stellung der Astbasisblätter erklärt sich aus der Entwicklungsweise der seitlichen Anlage. Wir haben bei *Fontinalis* den *Hypnumtypus* vor uns. Bei diesen gliedert die den Seitensproß aufbauende Scheitelzelle schon Segmente ab, ehe sie sich über die Oberfläche des Hauptsprosses erhebt*). Diese Segmente wachsen nun, und darin beruht vor allem das Charakteristische des Hypnumtypus, sofort zu Blättern heran, indem sie sich papillenartig verwölben und eine zweischneidige Scheitelzelle ausbilden. Wir finden daher die Seitenknospe als dreischneidige Scheitelzelle von Primärblättchen umgeben, noch ganz in der Ebene des Hauptsprosses oder nur wenig über dessen Oberfläche hervorgewölbt. Erst wenn die Entwicklung der Anlage zum Sproß einsetzt, erfolgt die Streckung des zwischen den Blättchen befindlichen Stengelteils der Segmente; die an der Knospe befindlichen Primärblätter werden durch dieses Streckenwachstum emporgehoben, einige von ihnen, und zwar die ältesten und am weitesten von der Seitensproßachse entfernten bleiben hingegen in der Ebene der Hauptsproßoberfläche zurück. Diese stellen die eben geschilderten Astbasisblätter dar.

Daraus geht hervor, daß wir stets dort, wo die Anlage des Seitensprosses den Hypnumtypus aufweist, die Basis der Äste von scheinbar der Hauptachse angehörigen Blättchen umgeben finden müssen. Dies hat sich auch tatsächlich, soweit ich die Erscheinung nachprüfte, bewahrheitet.

Weit interessantere Verhältnisse bietet die Basis der Seitensprosse bei *Mnium undulatum*. Velenovský schildert die Zweigbasis von einem ziemlich starken Wall umgeben, der rings herum einen Wimpernkranz trägt, worauf dann zerschlitzte und geteilte Blättchen folgen. Servit erblickt in diesem Wall die Astscheide, die mit der verdickten Basis des Zweiges eine kurze Strecke zusammenwächst und in ihrem oberen Teile in schmälere oder breitere Abschnitte zerteilt ist. Auch die Abbildung bei Velenovský stellt ein scheidenartiges, allseitig den Ast umfassendes Organ dar, das sehr regelmäßig in einzelne Zipfel zerschlitzt erscheint. Die Basis der Seitensprosse, und zwar sowohl der normal auftretenden Äste wie die der Innovationssprosse ist bei *Mnium undulatum* mehr oder minder wulstig angeschwollen. An diesem Wulst, wie überhaupt an der basalen Partie des Astes sitzen kleine Blättchen von höchst eigenartiger Gestalt. Ein scheidenartiges Gebilde, dem diese Blättchen aufsitzen, fehlt aber gänzlich.

Diese Blattgebilde, deren meist mehrere nebeneinander sitzen, aber nie so viele, daß ein in gleicher Höhe befindlicher Ring um die

*) Vergleiche die Abbildung bei Correns V, S. 269.

Sproßachse zustande käme, wie es Velenovský darstellt, bestehen nur aus einer einzigen Zellschicht. In ihrem unteren Teil nur wenige (z. B. drei) Zellen breit, werden sie nach oben zu schmäler und enden schließlich in einer einzigen schmal zulaufenden Zelle. Alle diese Zellen enthalten äußerst wenige, zum Teil sehr kleine Chloroplasten, so daß sie bei schwacher Vergrößerung und oberflächlicher Betrachtung chlorophyllos erscheinen. Nach oben zu folgen breitere Blättchen, meist zu zweien nebeneinander; sie zeigen schon deutlich Chlorophyllgehalt, auch kann in ihnen schon eine Differenzierung des Gewebes in Lamina und langgestreckte Rippenzellen erfolgt sein. Die nebeneinander sitzenden Blättchen verhalten sich hierin verschieden; zum Teil finden wir die Rippe auch nur sehr schwach angedeutet (Fig. 28).

Schon die Stellung dieser Blättchen stets zu mehreren oder zweien nebeneinander läßt den Schluß zu, daß wir die Teile eines bis zu seiner Basis geteilten Blattes vor uns haben. Noch weiter nach oben am Sproß wird die Zerteilung der Blättchen in solch einzelne zipfelartige Teilblättchen immer weniger tief; so erhalten wir Blattgebilde mit einem einheitlichen untern Teil, die in zwei oder drei Spitzen auslaufen. Dabei kann an einem solchen Doppelblättchen nur eine einzige Rippe vorhanden sein, die in einen der Zipfel eintritt oder schon vor der Zerteilung des Blattes endet, oder es kommen der Zahl der Endzipfel entsprechend zwei vollkommen getrennt verlaufende Rippen zur Ausbildung (Fig. 28 e). So finden wir alle Übergänge von den zarten hyalin erscheinenden Teilblättchen bis zu den normalen Laubblättern, wenn auch nicht alle die eben beschriebenen Formen an einem und demselben Sproß aufzufinden sind. Ein einheitlicher Scheidenteil, dessen oberen Rand die geschilderten Blättchen aufsitzen und dessen Randzipfel sie darstellen, ist meinen Beobachtungen nach nicht vorhanden. Das Bild eines solchen wurde wohl durch die oft dichte Stellung der zerteilten Primärblättchen und die ringförmige Anschwellung der Sproßbasis vorgetäuscht.

Wie schon bemerkt, sind stets zwei bis drei solcher Zipfelblättchen als die Teile eines bis zum Grund geteilten Blattes aufzufassen. Diese Behauptung findet ihren Beweis in der Entwicklungsgeschichte dieser Blätter. Die Blätter der Moose entstehen bekanntlich dadurch, daß sich die Außenzelle des zweigeteilten, von der Sproßscheitelzelle abgegliederten Segmentes stark nach außen wölbt. Dieser papillenartig hervorgewölbte Teil wird durch eine Wand von dem anderen Teil des Segmentes, der zum Blattgrund und zur Stämmchenrinde wird, abgetrennt. In ihm wird dann eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet, durch deren Tätigkeit die Blatt-

fläche entsteht. Bei den seitlichen Astanlagen, die nach dem Hypnumtypus gebaut sind, haben wir diese Art der Blattbildung ganz

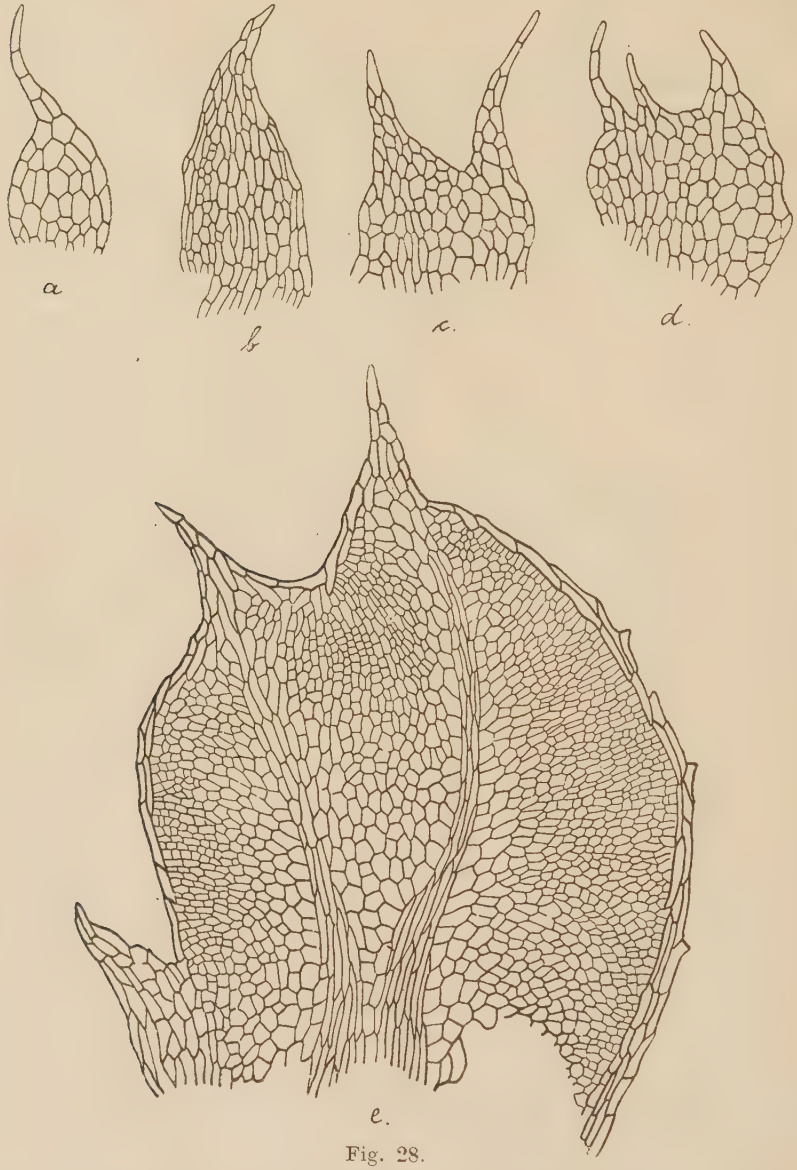

Fig. 28.

normal eingehalten gefunden, wenn auch die Entwicklung der Blätter selbst auf einem Primärstadium stehen blieb. Bei *Mnium* hingegen haben wir blattlose Astinitialen; den Mittelpunkt der Astanlage bildet die dreischneidige Scheitelzelle, die von einer Anzahl von

Segmenten umgeben ist. Anstatt daß nun diese Segmente sofort sich hervorwölben und so die zum Blatt werdende Papille bilden, treten in ihnen Antiklinen auf, die das einzellige Segment in eine kleine Anzahl nebeneinander liegender Zellen teilen. Auf dieser Teilung des Segmentes in mehrere Zellen vor Bildung der blattbildenden Papille gründet sich die Entstehung der eben beschriebenen zipfelartigen Primärblättchen. Wenn die Astanlage in Entwicklung tritt, so setzt die Blattbildung ein, aber nicht nur durch Hervorwölbung des noch einzelligen Segmentes, wie es normal wäre, sondern durch Hervorwölbung jeder einzelnen Zelle des schon geteilten Segmentes. So entstehen aus einem Segment mehrere nebeneinander befindliche Blattgebilde anstatt eines einzigen Blattes. Es wächst also zunächst jede Zelle des Segmentes zu einer schmalen Zellfläche heran. Hat aber die Spitze ihr Wachstum eingestellt, wie dies bei Moosblättern die Regel ist, so kann durch gemeinsames Wachstum der basalen Partie ein einheitlicher, dem ursprünglichen Segment entsprechender unterer Teil zustande kommen, dem dann die anfänglich durch das Spitzenwachstum entstandenen Zipfel aufsitzen.

Dieser Entstehungsart gemäß müßten stets mehrere solcher Zipfelblättchen zusammen einem normalen Blatt entsprechend, sich in die Blattspirale des Seitensprosses einfügen. Dies läßt sich leicht für die größeren, in zwei Zipfeln endenden Blätter nachweisen, schwieriger für die zarten, ganz basal am Seitensproß inserierten Blättchen; doch gelang es in einigen Fällen, auch bei ihnen die Einhaltung der Blattspirale zu konstatieren.

Die Verschiedenheit der Basis der Seitensprosse bei *Mnium* und *Fontinalis* ist also in der Entwicklungsweise der Astanlage begründet. Während bei *Fontinalis* das Segment in noch einzelligem Zustand die Blattpapille bildet und so eine ganz normale Bildung allerdings kleinbleibender Blätter erfolgt, ist die Anlage bei *Mnium* blattlos und die Segmente zerfallen vor Bildung der Blattpapille in mehrere Zellen, deren jede dann für sich zu einem Blättchen heranwächst. Da bei *Mnium* die Bildung von Blättern erst mit Entwicklung des Seitensprosses einsetzt, also gleichzeitig mit dem Auswachsen der Blätter auch die Anlage selbst sich über die Oberfläche der Hauptachse erhebt, so bleiben bei Mnium auch keine den Seitensproß angehörige Blättchen am Hauptsproß zurück, sondern auch die zuerst auftretenden Blättchen kommen auf die wulstförmige Basis der Seitenachse zu stehen.

Zum Schluß seien noch einige Bemerkungen über die anatomischen Beziehungen zwischen Hauptachse und Seitensproß angereiht.

Wenn wir verzweigte Polytrichaceen, wie z. B. unser *Polytrichum alpinum* oder das schöne große *Dendroligotrichum dendroides*, daraufhin untersuchen, so finden wir eine schon von Bastit*) beschriebene Eigentümlichkeit, nämlich daß sich, ehe der Seitenast von der Hauptachse sich abgliedert, von dem Zentralzylinder des Hauptsprosses eine Seitenstele abzweigt, die eine Strecke in der Hauptachse verläuft und immer mehr peripher sich entfernend in den Seitensproß übertritt, dessen Zentralzylinder sie darstellt. Fig. 29 gibt eine Mikrophotographie eines Querschnittes durch das

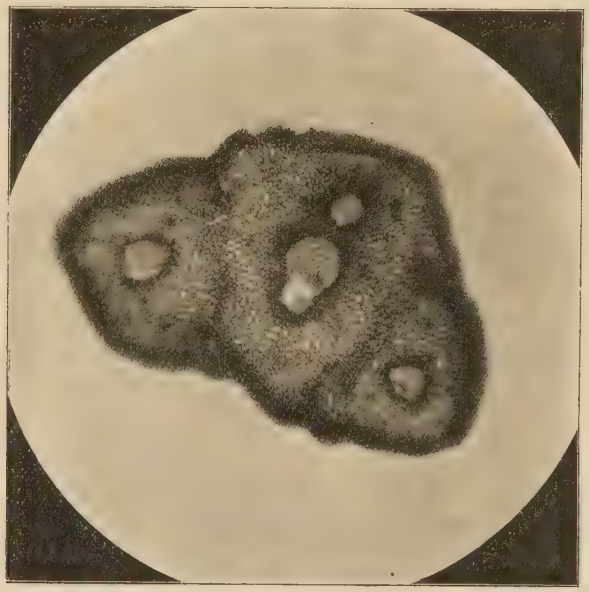

Fig. 29.

Stämmchen von Dendroligotrichum unterhalb der Zweigkrone; sie zeigt uns mehrere solcher Astleitbündel (traces du rameau Bastit). Eines ist eben im Begriff, sich vom Zentralzylinder des Hauptsprosses abzuschnüren, ein zweites hat sich bereits von diesem peripher entfernt; außerdem bemerken wir noch zwei Seitensprosse quer durchschnitten mit ihren Leitbündeln. Mit den bei den Polytrichaceen vorkommenden echten Blattspuren sind diese in die Äste übertretenden Zellstränge nicht zu verwechseln; während jene nur aus einem kleinen Komplex braunwandiger Zellen sich zusammensetzen, sind die Astleitbündel bedeutend größer und zeigen die für den Zentralzylinder charakteristische Gewebeausbildung.

*) I, p. 306.

Bastit verallgemeinert diese bei Dendroligotrichum gemachte Beobachtung dahin, daß bei allen mit einem Zentralzylinder versehenen Moosen die Äste durch solche, dem Zentralstrang entspringende Leitbündel mit dem Hauptsproß in Verbindung stehen. Ich habe derartige Astleitbündel nur bei den verzweigten Polytrichaceen finden können und auch hier nur dort, wo ausgebildete Seitensprosse vorhanden waren und nicht an den Stellen, wo ruhende Astanlagen sich befanden. Auch in den Fällen, wo sich bei unverästelten Polytrichen im Verlauf der Hauptachse Innovationssprosse bildeten, war keine Verbindung der Zentralzylinder beider Achsen zu finden. Ebensowenig bei *Ptilium* und *Mnium*.

Ein unmittelbarer Anschluß des Zentralzylinders des Seitensprosses an den des Hauptsprosses kommt auch dann zustande, wenn bei Gipfelverletzung die oberste Astanlage zum Auswachsen kommt und die schon oben geschilderte vollständige Reproduktion des Gipfels eintritt. Dementsprechend finden wir auch die Gabelsproßleitbündel an dem Zentralzylinder des einfachen (Mutter) Sprosses angeschlossen.

Das Verhalten des Zentralzylinders bei Sproßgabelung beschreibt Goebel*) bei *Dawsonia superba*, und ganz dasselbe war auch für gegabelte *Polytrichum formosum*-Pflänzchen zutreffend. Der Zentralzylinder verbreiterte sich stark, zeigte dann in seiner Mitte eine Einschnürung und erfuhr dann eine Trennung in zwei Hälften, wovon je eine in einen Gabelsproß eintrat. Dasselbe anatomische Bild zeigte auch ein gegabelter Sproß von *Mnium undulatum*.

Die Möglichkeit dieses Anschlusses des Zentralstranges des Seitensprosses an den des Hauptsprosses ist also nur dort gegeben, wo junges bildungsfähiges Gewebe an der Verzweigungsstelle vorhanden ist. Dies tritt sehr deutlich bei den Polytrichaceen hervor. Bei den verzweigten Polytrichaceen wachsen die Astanlagen in einer gewissen Höhe des Stämmchens sofort zu Sprossen aus, entwickeln sich also an einem noch jungen Teil der Hauptachse. Die ruhenden Astanlagen zeigen daher keine Verbindung mit dem Zentralstrang der Hauptachse und diese kann auch nicht mehr erfolgen, wenn sie sich nachträglich zu Sprossen entwickeln. Apikale Anlagen hingegen, am embryonalen Gewebe der Sproßspitze auswachsend, können die Verbindung ihres Leitbündels mit dem der Hauptachse herstellen.

*) X, S. 3.

Resultate des ersten Teiles.

1. Die ruhenden Astanlagen sind Anlagen von Sprossen, die der Hauptachse in biologischer Beziehung vollkommen gleichwertig sind, sie geben somit Innovationssprossen ihren Ursprung.

2. Die Entwicklungshemmung beruht auf Korrelation mit der wachsenden Sproßspitze, bezw. mit dem den Vegetationskörper aufbauenden Sproß *(Hylocomium)*. Eine Entwicklung von ruhenden Anlagen tritt daher ein, wenn wir die wachsende Spitze (oder Sproß) entfernen oder deren Wachstum anderweitig zum Stillstand bringen, jedenfalls aber auch bei Steigerung der Ernährung, die dann den Anlagen ermöglicht, sich zu entwickeln. Daraus ergibt sich, daß die latenten Astanlagen der Regeneration wie der ungeschlechtlichen Vermehrung dienende Organreserven darstellen.

3. Bei Regeneration haben wir stets eine Bevorzugung der apikalen Anlagen, bei deren Austreiben ein vollständiger Ersatz des verlorenen Gipfels sowie eine scheinbare Gabelung zustande kommen kann. Im anderen Falle werden die an und für sich kräftigsten oder die an den günstigst ernährten Stellen befindlichen Anlagen entwickelt.

4. Als Hauptfaktor für die Entwicklung von Seitenachsen überhaupt hat sich das Licht erwiesen. Im Dunkeln unterbleibt die Verzweigung.

5. Feuchtigkeit ist die Hauptbedingung für das Wachsen des Moosstämmchens. Es genügt nicht das aus dem Substrat aufgenommene Wasser, sondern es ist auch ein bestimmter Grad von Außenfeuchtigkeit unumgänglich notwendig. Steigerung der Feuchtigkeit führt zu lebhafterem Wachstum. Feuchtigkeit ist die Hauptbedingung zum Weiterwachsen normal gehemmter Moossprosse. Die Spitze dieser Sprosse wächst ebenfalls zu einem Hauptsproß aus und gibt ein neues Individuum.

6. Über die Form, die der auswachsende Sproß annimmt, entscheiden meistenteils äußere Umstände. Eine Differenzierung schon im Bau der Anlagen ist nicht nachzuweisen.

7. Die Wachstumsrichtung des Laubmoosstämmchens ist vor allem durch die Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse beeinflußt. Der Geotropismus spielt bei den plagiotropen Moosen eine untergeordnete Rolle.

8. Die Dorsiventralität der Moossprosse ist vor allem durch Lichtwirkung bedingt, aber etwas stabiles geworden, so daß selbst dann, wenn die Pflanze durch äußere Einwirkungen radiär geworden ist, sie nach kurzer oder längerer Zeit zur Dorsiventralität zurückkehrt.

Resultate des zweiten Teiles.

1. Die Stellung der Seitenachse zu den Blättern der Hauptachse ist bei den Laubmoosen bedingt

a) durch den Ort der Anlage im Basalteil des blattbildenden Segmentes (in der Mitte von diesem bei *Fontinalis*, oder seitlich im kathodischen Teil bei *Mnium* und *Sphagnum*);

b) durch die entweder erst im Verlauf des Längenwachstums *(Fontinalis)* oder schon im Sproßscheitel *(Mnium, Sphagnum)* einsetzende Torsion, durch die der seitliche Abstand der Blätter der Hauptachse geändert wird.

2. Eine Scheide an der Basis der Seitenzweige, wie sie Servit festgestellt haben will, ist nicht vorhanden. Die Stellung der Primärblätter an der Astbasis ist durch die Wachstumsweise der Seitenknospe bedingt.

3. Ein vom Zentralzylinder der Hauptachse sich abzweigendes, in den Seitenzweig übertretendes Leitbündel konnte im Gegensatz zu Bastit, der ein solches allen Moosen mit Zentralstrang zuschreibt, nur bei den verzweigten Polytrichaceen gefunden werden.

Literatur.

I. Bastit, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des mousses. Revue géner. de Botanique tom. III, 1891.

II. Bruch, Schimper, Gümbel, Bryologia Europaea. Stuttgart 1836—1851.

III. Coesfeld, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Bot. Ztg. 50. Jahrg. 1892.

IV. Correns, Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens. Festschr. für Schwendener. Berlin 1899.

V. — Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutknospen und Stecklinge. Jena 1899.

VI. Dixon, An undescribed structure in Mnium with notes of Orthomnium. Revue bryol. Ann. XXXVI No. 6 1909.

VII. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Teil, Abt. 3, 1. Hälfte. Leipzig 1909.

VIII. Goebel, Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

IX. — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.

X. — Archegoniaten-Studien. X. Flora Bd. 96, 1906.

Leitgeb, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane:

XI. Wachstum des Stämmchens von *Fontinalis antipyretica*, Sitzungsbericht der K. K. Akad. d. Wissensch. Wien Bd. 57. 1. Abt. 1868. p. 1.

XII. Wachstum des Stämmchens und Entwicklung der Antheridien bei Sphagnum; ebenda. Bd. 59. 1. Abt. 1869. p. 1.

XIII. Leitgeb, Bemerkungen über die Zeit der Ast- und Blattanlage in Achsenscheitel der Laubmoose. Bot. Ztg. Jahrg. 29. 1871. p. 33.

XIV. Lorch, Die Polytrichaceen. Abhandl. d. K. Bayer. Akad. d. Wissensch. II. Klasse. 23. Bd. 3. Abt.

XV. Němec, Die Induktion der Dorsiventralität bei einigen Laubmoosen. I. Bull. internat. de l'Akad. des Sciences de Boheme 1904.

XVI. Schimper, Memoire pour sérvir a l'histoire naturelle des Sphaignes. Paris 1857.

XVII. Servit, Über die Verzweigungsart der Muscineen. Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. 22. 1. Abt. 1907.

XVIII. Velenovský, Vergleichende Morphologie 1. Teil. Prag 1905.

Außerdem:

Limpricht, Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Roth, Die europäischen Laubmoose.

Lebenslauf.

Ich bin geboren am 22. Oktober 1885 in Bad Reichenhall (Oberbayern), besuchte die dortige Volksschule, dann das Wilhelmgymnasium in München, das ich im Jahre 1905 absolvierte. Hierauf widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften an der Universität München und nahm an Vorlesungen und Kursen bei folgenden Herren Dozenten teil: v. Baeyer, Broili, Emmerich, Giesenhagen, v. Goebel, v. Hertwig, Hegi, v. Roentgen, Rothpletz, Stromer und Weinschenk.

Seit März 1910 bin ich Assistent am botanischen Laboratorium der Universität.